Die Anatomie der Euphorbiaceen in ihrer Beziehung zum System derselben

von

Dr. Ferd. Pax.

(Mit 2 Tafeln.)

Erstes Kapitel.

Einleitung.

Historische Bemerkungen über die *Euphorbiaceae* und Beziehungen zwischen den einzelnen Systemen derselben. — Allgemeine Bemerkungen über die anatomische Methode. — Die Pollenbeschaffenheit der *Euphorbiaceen*. — Aufzählung der untersuchten Arten.

Schon Linné [1]) fasste im Jahre 1751 fünfzehn Gattungen unter der Bezeichnung *Tricoccae* zusammen. Seit jener Zeit hat sich dieser Gattungscomplex ganz erheblich vermehrt: wir unterscheiden heute mehr als zehnmal so viel Gattungen mit mehr als 3000 Species, welche im engeren Sinne die viert größte Familie der *Dicotyledonen* bilden — die Familie der *Euphorbiaceen*.

Jene *Tricoccae* Linné's haben dabei mancherlei Änderungen erfahren. Was zunächst den Umfang derselben angeht, so ist man wohl schon längst, seit Bartling, Endlicher u. a. zu der Ansicht gekommen, darunter eine Verwandtschaftsgruppe höheren Grades zu verstehen, als eine Familie, wenn auch freilich recht heterogene Dinge vereinigt wurden. Die historische Entwicklung übergehen wir hier, weil wir eine Darstellung derselben von Klotzsch [2]) besitzen, auf welche wir nur zu verweisen brauchen.

Dagegen wollen wir auf die von verschiedenen Forschern aufgestellten *Euphorbiaceen*-Systeme kurz hinweisen, weil wir uns ja in den späteren Kapiteln mit der Frage näher beschäftigen, welchem derselben der Vorzug

1) Philosophia botanica. Stockholm. 1751.

2) Linné's natürliche Pflanzenklasse *Tricoccae*. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1859, p. 236.

gebührt. Die erste Eintheilung der *Euphorbiaceen* finden wir in der von A. DE JUSSIEU [1]) verfassten Monographie dieser Familie; hier erscheint auch zum ersten Male ihr Familienname erwähnt, wiewohl schon LAURENT DE JUSSIEU die LINNÉ'sche Bezeichnung durch »*Euphorbieae*« substituirt hatte. Bei der Charakterisirung seiner 6 Sectionen berücksichtigte der scharfsinnige Forscher besonders die Zahl der Ovula, die Staubblätter, die Apetalie und den Bau der Inflorescenz. — Sein System wurde lange Zeit hindurch allgemein befolgt, so besonders auch von BARTLING [2]) und ENDLICHER [3]). Ebenso ist die Eintheilung, welche KLOTZSCH [4]) vorschlägt, im Wesentlichen eine Wiederholung des JUSSIEU'schen Systemes: er benutzte dieselben morphologischen Verhältnisse, berücksichtigte dabei aber auch neue Merkmale, und kam so zu 6 »Ordnungen«: *Euphorbiaceae*, *Peraceae*, *Acalyphaceae*, *Buxaceae*, *Phyllanthaceae*, *Antidesmaceae*. Davon sind die zweite und sechste neu, die erste, vierte und fünfte entsprechen Abtheilungen im Systeme von JUSSIEU, die *Acalyphaceae* umfassen die *Hippomaneen*, *Acalypheen* und *Crotoneen* ENDLICHER's, oder die Sectionen 3, 4 und 5 der Uniovulaten bei JUSSIEU.

Grundverschieden hiervon sind die Ansichten BAILLON's. Dieser kommt in seiner ersten Arbeit [5]) über die *Euphorbiaceen* zu 14 Gruppen. In seiner Histoire des plantes [6]) zählt er jedoch nur 8 Reihen auf, die er nach den typischen Gattungen folgendermaßen bezeichnet: *Euphorbiées*, *Ricinées*, *Jatrophées*, *Crotonées*, *Excaecariées*, *Dichapetalées*, *Phyllanthées*, *Callitrichées*.

J. MÜLLER (Arg.) [7]) publicirte sein der Flora brasiliensis und dem Prodromus zu Grunde gelegtes *Euphorbiaceen*-System zuerst als vorläufige Mittheilung im Jahre 1864 [8]). Die Differenzen zwischen seiner Eintheilung und der BAILLON's ergeben sich am besten aus den sich hieran knüpfenden Erörterungen [9]) beider Forscher.

Vor Allem kämpft BAILLON gegen MÜLLER's Primordial-Eintheilung in *Stenolobeae* und *Platylobeae*, weiter spricht er auch der Knospendeckung den tribualischen Werth ab u. a. m.

Die beiden Gruppen der *Stenolobeen* und *Platylobeen* sind jedoch nicht nur morphologisch, sondern auch pflanzengeographisch so gut begründet, dass sie fast allgemein Anerkennung gefunden haben. Die nur auf Neu-

---

1) De Euphorbiacearum generibus medicisque earundem viribus tentamen. Paris. 1824.

2) Ordines naturales plantarum. Goettingiae 1830.

3) Genera plantarum. Vindobon. 1836—1840.

4) l. c.

5) Etude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858.

6) Histoire des plantes V, p. 105.

7) XI, 2. — DE CANDOLLE, Prodr. XV, 2.

8) Das System der Euphorbiaceen. Bot. Ztg. 1864, p. 324.

9) Nouvelles observations sur les *Euphorbiacées*. Adansonia XI, p. 72 und Bot. Ztg. 1875, Sp. 223.

Holland beschränkten *Stenolobeen* mit schmalen Cotyledonen zerfallen nach der Zahl der Ovula und der Knospenlage in die *Caletieen*, *Ricinocarpeen* und *Ampereen*. Zu den *Platylobeen* gehören die biovulaten *Phyllantheen* und *Bridelieen* und die uniovulaten *Crotoneen*, *Dalechampieen*, *Acalypheen*, *Hippomaneen* und *Euphorbieen*.

Bentham[1]) bearbeitete für die mit Hooker herausgegebenen Genera plantarum die Familie der *Euphorbiaceen* monographisch in Bezug auf ihre Systematik, Geschichte und geographische Verbreitung. Seine Classification weicht von den beiden letzten Systemen wesentlich ab, wenn auch die einzelnen Gruppen keine sehr verschiedene Begrenzung erfahren. Zunächst bilden die *Buxeen* seine dritte Tribus, während er anderseits mit Recht die *Callitrichaceen* und *Chailletiaceen* (*Dichapetaleen* Baill.) excludirt. Die *Stenolobeen* werden anerkannt, jedoch um die von Müller zu den *Acalypheen* gestellte, andinische Gattung *Dysopsis* bereichert. Die *Euphorbieen* und *Phyllantheen* haben keine Änderungen erfahren, sofern man davon absieht, dass hier oder da Genera zweifelhafter Stellung mit unter die *Phyllantheen* aufgenommen werden, wie z. B. *Dissiliaria*, *Piranhea*, *Aextoxicon* u. a. Die fünfte Tribus bilden bei Bentham die *Galearieen* mit 4 Gattungen der Müller'schen *Hippomaneen*. Alle andern *Euphorbiaceen* gehören nach Bentham zu dem engeren Verwandtschaftskreis seiner *Crotoneen*, der 8 Subtribus umfasst: *Jatropheae*, *Crozophoreae*, *Eucrotoneae*, *Adrianeae*, *Acalypheae*, *Hippomaneae*, *Gelonieae* und *Plukenetieae*. Die folgende Tabelle soll die Beziehungen der zuletzt genannten 3 Systeme und desjenigen von Klotzsch verdeutlichen; obwohl die Eintheilungsprincipien des letzteren nach unseren jetzigen Anschauungen nicht mehr den Werth besitzen, den ihnen jener Forscher mit Fug und Recht noch zuertheilen konnte, haben wir es der Vollständigkeit wegen mit aufgenommen. Das Verhältniss des letzteren Systemes zum Jussieu'schen haben wir schon oben kurz angedeutet. — Der Tabelle sind gleichsam als Einheiten die Müller-schen Tribus zu Grunde gelegt; die horizontalen Zeilen geben das Äquivalent derselben in den Systemen der andern Forscher an. (Siehe p. 387).

Die grundverschiedene Eintheilung der *Euphorbiaceen* bewog mich nun, mit Hilfe der »anatomischen Methode« die einzelnen Gruppen dieser vielgestaltigen Familie auf ihre Natürlichkeit hin näher zu prüfen. Konnte ich diesen Weg doch um so lieber einschlagen, als nach den sorgfältigen und eingehenden Untersuchungen Engler's bei einer in den Blütenverhältnissen ebenso variablen Familie, den *Araceen*, das von diesem Forscher im Gegensatz zu Schott aufgestellte System wesentlich auf anatomischer Basis beruht[2]).

---

1) Notes on *Euphorbiaceae*. Journ. of the Linnean soc. London 1878, p. 185.

2) Vergleichende Untersuchungen über die morpholog. Verhältnisse der *Araceen*. Nov. Act. XXXIX. p. 136. — Monographia *Aracearum* in D. C. Suites au Prodr. II. p. 2. — Flora brasiliensis III. 2. p. 11. tab. II—V. — Beiträge zur Kenntniss der *Araceae* V. — Diese Jahrb. V. p. 141.

System von

Klotzsch	Müller	Baillon	Bentham
Phyllanthaceae (e. p.)	*Caletieae*	*Phyllantheae* (e. p.)	} *Stenolobeae*
Acalyphaceae (e. p.)	*Ricinocarpeae* *Ampereae*	} *Jatropheae* (e. p.)	
Phyllanthaceae (e. p.)	*Phyllantheae*	*Phyllantheae* (e. p.)	*Phyllantheae* (e. p.)
Antidesmaceae (e. p.)	*Bridelieae*	*Phyllantheae* (e. p.)	*Phyllantheae* (e. p.)
Antidesmaceae (e. p.) *Acalyphaceae* (e. p.)	*Crotoneae*	*Crotoneae*	*Eucrotoneae*
Peraceae, *Acalyphaceae* (e. p.)	*Acalypheae*	*Ricineae* *Jatropheae* (e. p.)	*Acalypheae*, *Adrianeae*, *Crozophoreae* (e. p.), *Jatroph.* (e. p.)
Acalyphaceae (e. p.)	*Hippomaneae*	*Excaecarieae*, *Jatropheae* (e. p.)	*Hippomaneae*, *Gelonieae*, *Galearieae*, *Jatropheae* (e. p.), *Crozophor.* (e. p.), *Plukenet.* (e. p.)
Acalyphaceae (e. p.)	*Dalechampieae*	*Jatropheae* (e. p.)	*Plukenetieae* (e. p.)
Euphorbiaceae	*Euphorbieae*	*Euphorbieae*	*Euphorbieae*
—	—	*Dichapetaleae*	—
—	—	*Callitricheae*	—
Buxaceae	—	—	*Buxeae*

Überhaupt liegen — ganz abgesehen von den Abhandlungen der Phytopaläontologen — nunmehr schon manche Arbeiten vor, welche die Anwendbarkeit anatomischer Merkmale auf die Systematik nachweisen [1]). Letztere können übrigens in verschiedener Weise hierfür Verwendung finden. Einmal dienen sie nur Charakterisirung ganzer Familien, was z. B. Engler [2]) für die *Anacardiaceen*, *Rutaceen*, *Simarubaceen* und *Burseraceen* zeigte, anderseits werden durch sie einzelne Gruppen von Gattungen näher umgrenzt, welche auch in morphologischer Hinsicht als solche sich erkennen lassen. Die oben angeführten *Araceen*-Arbeiten mögen hierfür als Beispiel dienen; wir erinnern ferner an Wille [3]) u. a. In ähnlicher Weise hat z. B. auch Petersen [4]) die Bicollateralität der Gefäßbündel für eine große Anzahl von Familien resp. Tribus als specifisches Merkmal angegeben.

Aber nicht nur für größere Verwandtschaftskreise — man könnte hier ja sogar an die von De Candolle herstammende Eintheilung in *Endo-* und

1) In Betreff der Geschichte dieser Methode vergl. Radlkofer: Über die Methoden in der botan. Systematik insbesondere die anatomische Methode. München 1883.

2) Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Rutaceae*, *Simarubaceae* und *Burseraceae*. Halle 1874. — Über die morphologischen Verhältnisse und die geographische Verbreitung der Gattung *Rhus*. Engler's Jahrb. I. p. 365. — Monogr. *Burseracearum*, *Anacardiacearum*. Suit. au Prodr. IV. p. 2, resp. 173.

3) Om Stammens og Bladenes Bygning hos Vochysiaceerne. Översigt over det K. Danske Videnskabs Selskabs Forhandlinger. Kjöbenhavn 1882. p. 180.

4) Über das Auftreten bicollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Werth derselben für die Systematik. Engler's Jahrb. III. p. 359.

Exogenae denken — gelten histologische Charaktere allein, sondern ganz wie die morphologischen Merkmale auch innerhalb der Gattungen und Arten. So hat Radlkofer [1]) bei *Serjania* und *Sapindus*, Hackel [2]) bei *Festuca* neben den morphologischen Merkmalen in die Diagnose auch anatomische eingeführt. Viel früher hatte indess schon Milde [3]) bei *Equisetum* und den Farnen anatomische Merkmale in Anwendung gebracht. Und wenn Vesque [4]) also neuerdings besonders darauf ausgeht, die einzelnen Species mikroskopisch zu unterscheiden, so ist dieser Weg principiell zwar nicht neu, jedoch in dem Umfange, wie von ihm die Untersuchung angestellt wird, jedenfalls noch nicht vorher unternommen.

Mit dem eben Erwähnten wollten wir keine historische Entwicklung der anatomischen Methode während der neuesten Zeit, die auch von Radlkofer nicht gegeben wird, mittheilen, sondern nur andeuten, in welchem Umfange sie mit Erfolg getrieben werden kann. Hieran knüpft sich naturgemäß die Frage, ob anatomische Merkmale unter bestimmten Verhältnissen den organographischen vorangestellt, beziehungsweise als erster Eintheilungsgrund betrachtet werden dürfen. Principiell ist nach dem oben Gesagten jedenfalls gegen die Bejahung dieser Frage kein Einspruch zu erheben; inwieweit die anatomische Structur des *Euphorbiaceen*-Zweiges auf sie Bezug hat, wird später klar werden. Hier begnügen wir uns damit, darauf aufmerksam zu machen, dass die Untersuchungen Engler's bei den *Araceen* zur Evidenz zeigen, dass ein natürliches System derselben vor Allem auf anatomischen Charakteren beruhen müsse; und gerade desshalb, weil Reduction der einzelnen Blütentheile in dieser Familie zu wiederholten Malen stattgefunden haben muss, ist das System Schott's, das auf diesem Princip beruht, nothwendiger Weise ein unnatürliches. Ganz ebenso hatte Engler schon früher gezeigt, dass auch bei den *Rutaceen, Simarubaceen* und *Burseraceen* der Haupteintheilungsgrund ein anatomischer sein müsse, wohingegen sonst alle drei Familien consequent in eine einzige vereinigt werden müssten.

Wieweit die Bevorzugung histologischer Charaktere stattfinden darf, muss in jedem speciellen Falle besonders untersucht werden. Dazu genügt nur eine an möglichst reichem Material ausgeführte Untersuchung, widrigenfalls letztere an ihrem Werthe nichts einbüßen und die auf sie gegründeten Schlüsse in ihrer Allgemeinheit nichts verlieren sollen. An dem angedeuteten Mangel leidet z. B. auch die Ansicht Petersen's [5]) über die bicollateralen Bündel der *Euphorbiaceen*. Über die Wahl der zu einer Arbeit verwendeten anatomischen Merkmale lässt sich demnach vor der Unter-

1) *Serjania*, Sapindacearum genus monographice descriptum. München 1875.
2) Monographia *Festucarum* europaearum. Berlin-Kassel 1882.
3) Filices Europae et Atlantidis. Lipsiae 1867.
4) In vielen Abhandlungen.
5) l. c. p. 380, 398.

suchung nichts bestimmen, umsomehr als diese Methode der botanischen Systematik noch ganz jung ist. Es giebt ja bekanntlich im anatomischen Bau der Pflanzen Verhältnisse genug, welche als Functionen der äußern Lebensbedingungen aufgefasst werden müssen.

Der hieraus für die Untersuchung erwachsenden Schwierigkeit wird allerdings — ganz abgesehen davon, dass unsere Untersuchungen an Stammstücken angestellt wurden, also an Organen, auf welche wenigstens die klimatischen Einflüsse nur wenig wirken — durch das Studium möglichst vieler Individuen, Species und Genera einer natürlichen Pflanzengruppe einigermaßen erfolgreich entgegengearbeitet. Solche Verwandtschaftskreise umfassen ja gewöhnlich, wie es auch bei den *Euphorbiaceen* der Fall ist, mehrere der sogenannten physiologischen Gruppen; im Gesammtresultat aber werden dann die einzelnen Anpassungserscheinungen verschwinden und nur die übereinstimmenden Merkmale in der anatomischen Diagnose zum Ausdruck kommen. Es verhalten sich ja in dieser Hinsicht die anatomischen Merkmale ganz ebenso wie die organographischen, von denen sie übrigens in keiner Hinsicht essentiell verschieden sind, und in sehr vielen Fällen von ihnen gar nicht unterschieden werden können.

Wir haben auch im Folgenden die sog. mechanischen Gewebe möglichst außer Acht gelassen; nur bei den *Stenolobeen* und *Bridelieen* zeigen die einzelnen Gattungen in der Beschaffenheit ihres Hartbastes eine fast ausnahmslose und erbliche Übereinstimmung, welche durch biologische Eigentümlichkeiten nicht erklärt werden kann. Wenn dann auch die *Gelonieen* eine den *Euphorbiaceen* sonst unbekannte Häufigkeit der Steinzellenbildung aufzuweisen haben, stehen wir nicht an, diese als systematischen Charakter zu benutzen. Natürlich schätzen wir letzteren nur so hoch, dass wir den erwähnten Pflanzen als einem unter sich näher verwandten Gattungscomplex eine Stellung unter den *Hippomaneen* anweisen, zu denen sie sonst gehören.

Wir lassen es ferner auch dahingestellt, ob es immer möglich ist, die einzelnen Arten unter dem Mikroskop von einander zu unterscheiden, wie Vesque [1]) mehrfach gezeigt hat. Für die *Euphorbiaceen* mag wenigstens der Satz gelten, dass die Zweigstructur schon zur Erkennung der Subtribus und Genera nicht mehr ausreicht, geschweige denn zur Unterscheidung der (3000 und mehr) Arten, selbst wenn man vielleicht auch die andern Organe berücksichtigt. Man darf gewiss von der anatomischen Methode in dieser Beziehung nicht mehr Förderung der Systematik erwarten, als mindestens von jeder andern. Um nicht Fehlschlüsse zu thun, müssen die andern Methoden corrigirend einwirken.

Ganz ebenso wie morphologische Verhältnisse, welche für den einen

---

1) Histologie systematique. Ann. d. sc. nat. VI. sér. t. XV. p. 105; u. a. andern Orten.

Verwandtschaftskreis Merkmale ersten Ranges liefern, für eine andere Gruppe bedeutungsvoll sind, gilt dies auch von den anatomischen. Selbst innerhalb der *Euphorbiaceen* ist z. B. die wiederholte Production des Hartbastes nur für eine Gruppe ein charakteristisches Merkmal, während wir das Vorkommen desselben in andern Gattungen in keinen Einklang mit der Systematik bringen können. Während z. B. ferner nach Radlkofer's [1]) eingehenden Untersuchungen der Pollen bei den *Acanthaceen* so wichtige Fingerzeige für die natürliche Eintheilung derselben liefert, so ist er für die *Euphorbiaceen* absolut nicht verwendbar.

Vielleicht möchte es als ein Zeichen der innigen Verwandtschaft aller *Euphorbiaceen* angesehen werden, dass der Pollen im Allgemeinen annähernd überall die gleiche Form besitzt. In der Flora brasiliensis hat Müller den Pollen von 60 Gattungen abgebildet, welche in verschiedenen Tribus seines Systems stehen. Ich habe ferner selbst noch die mir zugänglichen Blüten der *Stenolobeen* und einiger anderen von Müller nicht erwähnten Genera untersucht. Dies genügt, um zu zeigen, dass der Pollen entweder wie bei den meisten Gattungen, die länglich-elliptische mit 3 Längsfurchen versehene Form, welche Müller als »forma vulgaris« bezeichnet, selbst besitzt, oder dass die andern Formen ohne Zwang sich auf diesen Grundtypus zurückführen lassen, wie der mehr kuglige Pollen von *Caletia*, *Croton*, *Hura*, *Discocarpus* u. a., die tetraëdrische Form von *Alchornea*, *Amanoa* u. a., die cubische von *Astrococcus*, *Plukenetia* u. s. w. Auch die Exine bietet keine Merkmale von durchgreifender Bedeutung: sie ist in vielen Fällen glatt wie bei *Poranthera*, *Andrachne*, *Acalypha* u. a., sonst mehr oder weniger netzig, körnig, hökrig oder stachlig verdickt.

Die folgenden Untersuchungen werden die Zweigstructur der *Euphorbiaceen* näher kennen lehren und aus derselben Schlüsse auf die Systematik ziehen. Was das Material anbelangt, so entnahm ich es zum allergrößten Theile dem Kieler Universitätsherbar, welches ebensosehr durch Reichhaltigkeit als durch musterhafte Ordnung sich vor vielen andern Herbarien auszeichnet, resp. dem botanischen Garten daselbst; es wurden jedoch alle Pflanzen vorher einer bestimmenden Untersuchung unterzogen. Eine nicht unbeträchtliche Sammlung Stammstücke übersandte mir mit großer Liebenswürdigkeit Herr Prof. J. Müller (Arg.) in Genf, wofür ich ihm hier nochmals meinen herzlichsten Dank auspreche. Nach dem oben Gesagten dürfte es demnach als ein Vorzug meiner Arbeit betrachtet werden, dass das zur Untersuchung gelangte Material durchgehends richtig bestimmt ist [2]).

---

1) Über den systematischen Werth der Pollenbeschaffenheit bei den *Acanthaceen*. Sitzber. math.-phys. Classe d. k. bayer. Acad. d. Wiss. XIII. 2 (1883). p. 256.

2) Ich kann nicht unterlassen, hier das nachlässige Verfahren der Anatomen zu moniren, welche sich vor der Untersuchung nur selten von der richtigen Bestimmung der ihnen vorliegenden Pflanzen gründlich überzeugen. Nur dann verlieren eigentlich die

Zu großem Danke bin ich auch Herrn Prof. Engler verpflichtet, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, und mich während derselben auch mit seiner umfassenden Bibliothek unterstützte.

Die untersuchten Pflanzen sind, in einer sich später erklärenden Anordnung folgende, wobei ich bemerke, dass in vielen Fällen mehrere Individuen einer Art vorlagen. In Betreff der Begrenzung von Gattungen und Arten bin ich überall Müller gefolgt.

Caletieae.

Caletia hexandra Müll. Hort. bot. berol. — Van Diemen.
Poranthera corymbosa β *arbuscula* Müll. Nov. Holland. Sieber n. 116.
- *ericifolia* Rudge. Nov. Holland. Sieber n. 118.
- *ericoides* Klotzsch. Nov. Holland. Sieber n. 550.
Pseudanthus pimeleoides Spr. Nov. Holland. Sieber n. 292.
Stachystemon vermicularis Planch. Nov. Holland.: Swan river. Drummond n. 234.

Ricinocarpeae.

Bertya gummifera α *genuina* Müll. Nov. Holland.: Port Jackson. Gaudichaud.
Beyeria viscosa β *oblongifolia* Müll. Van Diemen.
Beyeriopsis cyanescens Müll. Australia. Dr. Naumann.
Hippocrepandra ericoides Müll. Australasia. Preiss.
- *gracilis* Müll. Nov. Holland.: Swanriver. Drummond n. 18.
Ricinocarpus pinifolius Dsf. Nov. Holland. Sieber n. 293.

Ampereae.

Amperea spartioides Brongn. Nov. Holland. Sieber n. 135.
Monotaxis linifolia γ *occidentalis* Müll. Australia: Perth. Preiss n. 1222.

Phyllantheae.

Actephila excelsa Müll. Ind. orient.: Khasia. Hook. f. et Thoms.
Andrachne aspera Spr. Sinai. Schimper n. 401.
- *fruticulosa* Boiss. Persia: Schiras. Kotschy n. 348.
Antidesma Bunius β *genuinum* Müll. Ins. philipp. Cuming n. 1446.
Aporosa dioica Müll. Ind. orient.: Chittagong. Hook. f. et Thoms.
Baccaurea tetrandra Müll. Ins. philipp. Cuming n. 982.
Breynia rhamnoides β *genuina* Müll. Ind. orient.: Maisor. Hook. f. et Thoms.
Drypetes crocea α *genuina* Müll. St. Domingo. Poiteau.
Hemicyclia (2). Ind. orient.: Khasia. Hook. f. et Thoms.
Hyaenanche globosa Lamb. et Vahl. Cap. bon. sp.
Melanthesopsis patens γ *vulgaris* Müll. Ind. orient.: Khasia. Hook. f. et Thoms.
Phyllanthus acuminatus Vahl. Surinam. Weigel.
- *Epiphyllanthus* Müll. Herb. Kiel.
- *grandifolius* γ *genuinus* Müll. Hort. bot. Kiel.
- *maderaspatensis* γ *Tonningii* Müll. Arabia felix. Schimper n. 982.
- *mimosoides* Sw. v. *macrophyllus* Müll. Martinica. Sieber n. 396.

---

anatomischen Angaben das Aussehen eines Curiosums, wenn Anatomie und Systematik gemeinschaftlich arbeiten. — So hat z. B. auch Petersen (l. c.), indem er bei »*Croton Cascarilla*« den Autor weglässt, die Möglichkeit der Zugehörigkeit seiner Pflanze zu 2 Species nicht näher bestimmt.

Phyllanthus Niruri L. Hort. bot. Kiel.
- *pruinosus* Rich. Cuba. Pöppig.
- *speciosus* Jacq. Hort. bot. Kiel.
- *thymoides* γ *genuinus* Müll. Nov. Holland. Sieber n. 264.

Putranjiva Roxburghii Wallich. Ind. orient. Hook. f. et Thoms.
Richeria grandis γ *divaricata* Müll. Peru. Pöppig.
Sauropus retroversus Wight. Ind. orient.: Sikkim. Hook. f. et Thoms.
Savia sessiliflora Willd. Cuba. C. Wright n. 588.
Securinega obovata Müll. Abyssinia. Schimper n. 877.
- *durissima* Gmel. Borbonia. Commersson.

Bridelieae.

Bridelia montana Willd. Ind. orient.: Sikkim. Hook. f. et Thoms.
- *retusa* β *squamosa* Müll. Ind. orient.: Malabar. Stocks.
- *stipularis* Bl. Ind. orient. Stocks.

Cleistanthus patulus Müll. Ceylon. Walker.
Lebidieropsis orbicularis γ *Lambertii* Müll. Ind. orient. Lady Dalhouse.
Nanopetalum myrianthemum Hassk. Java. Zollinger, it. sec. n. 3777.

Acalypheae.

Acalypha brachystachya Hornem. Hort. bot. Kiel.
- *chamaedryfolia* β *genuina* Müll. Florida. Curtiss.

Adenocline pauciflora ε *serrata* Müll. Cap. bon. sp. Ecklon et Zeyher n. 39.
Adriana quadripartita Müll. Nov. Holland. Preiss n. 1206.
Alchornea ilicifolia Müll. Hort. bot. Kewens.
- *javensis* Müll. Ins. philipp. Cuming n. 756.
- *tiliaefolia* Müll. Ind. orient. Hook. f. et Thoms.
- *triplinervia* ζ *parviflora* Müll. Brasilia: Bahia. Blanchet n. 3440.

Angostylis longifolia Benth. Brasilia: San Gabriel da Cachoeira. Spruce n. 2282.
Argyrothamnia candicans Müll. Ins. St. Thomae. Ehrenberg.
- *mercurialina* Müll. Texas. Reverchon.

Astrococcus cornutus Benth. Brasilia: San Gabriel da Cachoeira. Spruce n. 2090.
Caperonia palustris St. Hilaire. Martinica. Sieber n. 341.
Cephalocroton cordofanus Müll. Kordofan. Kotschy.
Claoxylon Mercurialis Thwait. Sansibar. Hildebrandt.
Cleidion javanicum Bl. Ind. orient.: Sikkim. J. D. Hooker.
Cnesmone javanica Bl. Ins. philipp. Cuming n. 2312.
Crozophora plicata α *Rottleri* Müll. Ind. orient. Hook. f. et Thoms.
- β *hierosolymitana* Müll. Hierosolyma. Sieber.

Dysopsis glechomoides α *hirsuta* Müll. Chile. Bertero.
Homonoya riparia Lour. Ind. orient. Khasia. Hook. f. et Thoms. — Java. Zollinger n. 3077.
Leidesia capensis Müll. Cap. bon. spei. Drège.
Leptorhachis capensis Müll. Cap. bon. spei. Drège.
Macaranga involucrata Müll. Herb. Kiel.
Mallotus albus Müll. Ind. orient. Thomson.
Mercurialis annua L. Hort. bot. Kiel.
- *perennis* L. dto.
- *tomentosa* L. Granata. Boissier.

Paradenocline procumbens Müll. Cap. bon. spei. Drège.
Platygyne hexandra Müll. Cuba. Wright n. 557.
Plukenetia tamnoides Müll. Brasilia: Rio de Janeiro. Gaudichaud.

Ricinus communis L. Hort. bot. Kiel.
Tragia urticifolia Michx. Florida. Curtiss.
Trewia nudiflora Müll. Ind. orient.: Malabar. Stocks.

Agrostistachydeae.

Agrostistachys indica α genuina Müll. Ind. orient.: Malabar. Hook. f. et Thoms.

Coelodisceae.

Coelodiscus montanus Müll. Ind. orient. Wallich n. 7723.

Pereae.

Pera glabrata Baill. Brasilia: Bahia. Blanchet n. 3286.

Dalechampieae.

Dalechampia capensis Spr. Cap. bon. spei. Drège.
- *scandens α genuina* Müll. J. Martinica. Sieber n. 216.
- *tiliaefolia* Müll. Peru. Pöppig.

Johannesieae, Garcieae Müll.

Aleurites moluccana Willd. Mauritius. Sieber n. 292. — Ins. philipp. Cuming n. 663.
Garcia nutans Rohr. Martinica. Hahn n. 304.
Johannesia princeps Velloz. Brasilia: Rio de Janeiro. Gaudichaud n. 1158.

Hippomaneae.

Adenopeltis Colliguaya Bert. Chile. Pöppig n. 252.
Algernonia brasiliensis β cuneata Müll. Brasilia. Gaudichaud n. 1151.
Carumbium populneum Müll. Hort. bot. Kiel.
Cluytia alaternoides β brevifolia Müll. Cap. bon. sp. Drège.
- *hirsuta* Müll. Cap. bon. sp. Drège.
Codiaeum Inophyllum Müll. Nov. Caledon. Forster.
- *umbellatum* Müll. Ind. orient.: Malabar. Stocks.
Excaecaria biglandulosa γ hamata Müll. Peruvia suband. Pöppig.
Hippomane Mancinella L. Ins. St. Thomae. Ehrenberg. — Martinica. Hahn n. 205.
Hura crepitans L. Hort. bot. Kiel.
Jatropha Curcas L. Hort. bot. Kiel.
- *gossypifolia* L. Herbar. Kiel.
- *urens β Marcgravii* Müll. Brasilia: Bahia. Blanchet.
Manihot utilissima Pohl. Ins. Franciae. — Hort. bot. Kiel.
Maprounea guyanensis Aubl. Surinam. Hostmann n. 996.
Sebastiania lucida Müll. Florida. Curtiss.
Stillingia sebifera Michx. Carolina. Curtiss.
- *Torreyana.* Texas. Reverchon.
Trigonostemon Lawianus Müll. Ind. orient.: Malabar. Stocks.

Gelonieae.

Baliospermum micranthum Müll. Ind. orient. Hook. f. et Thoms.
Cunuria Spruceana Baill. Brasilia: Casiquiari. Spruce n. 3299.
Ditta myricoides Griseb. Cuba. Wright n. 1429.
Elateriospermum Tapos Bl. Ind. orient.: Malacca. Gaudichaud n. 80.
Gelonium multiflorum Juss. Ind. orient. Wallich n. 7981c.
Mabea Piriri α genuina Müll. Surinam. Hostmann. n. 409.
Omphalea triandra L. Hort. bot. berol. Jamaica.

Euphorbieae.

Euphorbia Lathyris L. Hort. bot. Kiel.
- *myrsinitis* L. Hort. bot. Kiel.
- *splendens* Bojer. Hort. bot. Kiel.

Crotoneae.

Croton astroites α genuinus Müll. Ins. St. Thomae. Ehrenberg.
- *capitatus β genuinus* Müll. America bor. Beyrich.
- *Draco* Schlecht. et Cham. Mexico. Schiede n. 1127.
- *flavens β rigidus* Müll. Ins. St. Thomae. Ehrenberg.
- *flavens ε balsamifer* Müll. Martinica. Sieber n. 217.
- *glandulosus ε intermedius* Müll. Mexico. Schiede n. 62.
- *glandulosus ζ sordioides* Müll. Brasilia: Bahia. Blanchet n. 3156a.
- *gracilis α genuinus* Müll. Mexico. Schiede n. 64.
- *lobatus ε riparius* Müll. Nubia. Kotschy n. 85.
- *lucidus* L. Cuba. Pöppig.
- *monanthogynos* Mchx. Missouri. Riehl n. 106.
- *neo-mexicanus* Müll. Colorado. Reverchon.
- *niveus* Jacq. Hohenacker n. 749.
- *reflexifolius* H. B. K. Mexico. Leiboldt.
- *rosmarinifolius* Griseb. Cuba.
- *Soliman* Schlecht. et Cham. Mexico.
- *stipulaceus* H. B. K. Mexico. Schiede n. 60.

Croton xalepensis H. B. K. Mexico. Schiede n. 58.
Crotonopsis argentea Pursh β *linearis* Müll. Illinois. Dr. Schruder.
Eremocarpus setigerus Benth. Amerika. Howell.
Julocroton argenteus Didrichs. Herb. Kiel.
- *triqueter α genuinus* Müll. Brasilia.

Zweites Kapitel.

Kurze Darstellung der Anatomie des Euphorbiaceenzweiges.

Epidermis. — Rindenparenchym, Beziehungen des Rindenparenchyms zu den Milchröhren, äußerer Collenchymring, Sklerose, sklerotische Elemente der *Stenolobeen*, Schleimbehälter. — Korkbildung, Beziehungen zwischen Hartbast und Schwammkork. — Lenticellenbildung. — Bildung und Elemente des Hartbastes. — Xylem, Milchsaft in den Gefäßen, Harzbildung im Xylem. — Innerer Weichbast und ihn ersetzende Organe. Markstrahlen. — Formen des Markgewebes, Steinzellen. — Kalkoxalat. — Arten der Milchröhren.

Bevor wir die einzelnen Gruppen einer Prüfung unterwerfen, wird es vortheilhaft sein, in thunlichster Kürze einen Blick auf die Anatomie des *Euphorbiaceen*-Zweiges zu werfen.

Die Epidermis ist meist normal gebaut und entwickelt bisweilen durch Auswachsen von einzelnen Zellen Haare; seltener sind letztere gekammert. Nur die *Crotoneen*[1]) und wenige andere Gattungen wie *Crozophora* und *Aleurites* besitzen complicirt gebaute Trichomgebilde an den

1) Wir fassen im Folgenden die einzelnen Subtribus in der von Müller gegebenen Umgrenzung.

krautigen Stengeln und den jüngsten Trieben der holzigen Arten, und zwar sind es entweder Sternhaare mit mehr oder weniger langem Stiel oder die bekannten *Elaeagnus*-artigen Schuppen; von beiden Typen hat Müller in der Flora brasiliensis Beispiele abgebildet. Brennhaare von typischer Ausbildung zeigt *Jatropha urens;* an den älteren Stengeln sind die eigentlichen Haare abgebrochen und nur der Fußtheil deutet die Anwesenheit derselben an. Drüsenhaare und sonstige Trichomgebilde, welche Baillon [1]) im Zusammenhange bespricht, finden sich an älteren Stammtheilen nicht vor und werden desshalb hier übergangen.

Auch das primäre Rindenparenchym bietet wenig Erwähnenswerthes dar. Meist enthält es Stärke und in verschiedener Menge Gerbstoff; namentlich sind die *Phyllantheen* und *Caletieen* durch einen bedeutenderen Tanningehalt ausgezeichnet. Die *Crotoneen*, *Crozophora* und einige verwandte *Acalypheen* enthalten einen grünlich oder auch röthlich gefärbten Farbstoff, über dessen Natur Untersuchungen nicht angestellt wurden. Dasselbe gilt von den ölhaltigen Zellen oder kurzen Schläuchen, welche viele *Croton*-Arten, *Euphorbia* u. a. in der Rinde aufzuweisen haben.

Namentlich zeichnen sich die *Hippomaneen*, *Euphorbieen* und viele *Crotoneen* durch eine reichliche Production von Rindenparenchym aus, während die übrigen Tribus im Allgemeinen weit geringere Mengen dieses Gewebes besitzen. Diese Thatsache wird um so interessanter, als die Euphorbiaceen mit vielschichtigem Rindenparenchym auch die wohlentwickelten Milchröhren führen. Die angedeutete Correlation zwischen beiderlei Organen lässt sich am besten innerhalb der *Crotoneen* verdeutlichen, indem diese theils viel Rindenparenchym und reichlich Milchsaftgefäße besitzen (z. B. *Cr. stipulaceus*), theils beide in beschränkterem Maße, wie *Cr. astroites*, *Soliman* u. a. Damit in Übereinstimmung befindet sich die Annahme, dass den Milchsaftgefäßen die Function zufällt, Nährstoffe zu leiten, eine Ansicht, welche wiederum neuerdings von Faivre [2]) und Schullerus [3]) auf physiologischem, von Haberlandt [4]) auf anatomischem Wege wahrscheinlich gemacht wurde. Für letztere Ansicht spricht übrigens auch das Vorhandensein von haustorienartigen Ausstülpungen der Milchröhren bei *Jatropha Curcas*, welche jene zwar meist in die Intercellularräume, aber doch auch bestimmt in anliegende Parenchym-

1) Etude l. c. p. 236.

2) Recherches sur la circulation et sur le rôle du latex dans le *Ficus elastica.* Ann. d. sc. nat. V. sér. tom. 6. p. 33. — Etude physiologique sur le latex du Mûrier blanc. l. c. t. 10. p. 97. — Etudes sur les lactifères et le latex pendant l'evolution germinative chez l'embryon du *Tragopogon porrifolius.* Mém. de l'Acad. d. sc., bell. lettr., arts de Lyon. T. XXIII. p. 361.

3) Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von *Euphorbia Lathyris.* Abh. d. bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. 1882. XXIV. p. 35.

4) Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzb. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 87. Bd. I. Abth. Jänner-Heft 1883.

zellen entsenden, wodurch die Membran der letzteren gleichsam eingestülpt wird. Eine offene Communication, oder eine solche vermittelst Siebplatten, was Borščow [1]) von *Ceropegia aphylla* berichtet, findet hier allerdings nicht statt; doch ist die Spitze der erwähnten Papillen im Gegensatz zu der sonstigen Derbwandigkeit der Schläuche, die eine aus 2 Schichten bestehende Wand besitzen, mit auffallend dünner Membran versehen. Es verschwindet hier sogar die dicke Schicht *a*, welche sich sonst zwischen die Wand der Parenchymzelle (*p*) und die innere Lage der Milchröhrenmembran einschaltet. Vergl. Taf. VII, Fig. 19, 20.

Bei allen *Acalypheen* und den meisten andern Arten nehmen die äußersten Zelllagen des Rindenparenchyms eine collenchymatische Beschaffenheit an (Taf. VI, Fig. 1) und bilden so einen hypodermalen, rings geschlossenen Sklerenchymring. Nicht selten (z. B. bei *Hura* (Taf. VI, Fig. 2), *Jatropha*, *Euphorbia* spec.) erfahren nicht die äußersten Zellschichten diese Umbildung, sondern die einer medianen Zone, welche jedoch nie tiefer als 3 bis 4 Zelllagen unter die Epidermis rückt. Ob der erwähnte Verdickungsring in einem oder dem andern Falle phellogener Natur ist, was Möller [2]) von *Anda brasiliensis* für möglich hält, konnte ich nicht entscheiden, obwohl diese Entwicklung in manchen Rinden stattgefunden zu haben schien.

Sklerotische Zellen verschiedenen Durchmessers (die größten bei *Hyaenanche* und *Richeria* von 0,1 mm. Durchmesser) kommen im Rindenparenchym bei vielen *Euphorbiaceen* vor. Sie stehen zu den primären Bastbündeln in keinerlei Beziehung, und erfolgt ihre Ausbildung meist sehr viel später, ja bei *Hyaenanche* und *Richeria* sind sie erst in zweijährigen Zweigen vorhanden. Vielleicht liegt hierin auch der Grund, dass ich sie bei *Codiaeum* (*Baloghia*) nicht fand, von welcher Gattung sie Möller (l. c.) angiebt. Allein auch die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass »diffuse« Sklerose nur bei einigen Arten der erwähnten Gattung auftritt, nicht bei allen, wie z. B. bei *Phyllanthus*. Auf dem Querschnitt erscheinen die Steinzellen regellos vertheilt im Rindenparenchym, in einigen Fällen, wozu u. A. *Angostylis* gehört, liegen sie vorzugsweise an der inneren Grenze des Collenchyms.

Bei *Hyaenanche* und *Richeria* besitzen die sklerotischen Zellen der primären Rinde eine den übrigen *Euphorbiaceen* fremde Form (Taf. VI, Fig. 3). Bei bedeutend größerem Querschnitt und sehr geringem Lumen erfahren sie eine erhebliche axile Streckung, wodurch sie manchen Bastfasern nicht unähnlich werden. Ihre späte Bildung und ihre Stellung außerhalb des primären Hartbastringes lässt jedoch eine Identificirung mit diesen nicht zu, besonders da wir wissen, dass Bastfasern immer in der

---

1) Über gegitterte Parenchymzellen in der Rinde des Stengels von *Ceropegia aphylla* und deren Beziehung zu den Milchsaftgefäßen. Pringsheim's Jahrb. VII. p. 344.

2) Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882. p. 295.

Periode zur vollkommenen Entwicklung kommen, in der sie angelegt werden.

Während die Steinzellen der primären Rinde sonst wegen ihres vereinzelten Vorkommens keine systematische Bedeutung besitzen, wird die Gruppe der *Gelonieen* durchweg mit alleiniger Ausnahme von *Omphalea* durch eine reichliche Entwicklung von sklerotischen Zellen charakterisirt. Auch ihre relativ zeitige Entwicklung ist allen *Gelonieen* gemeinsam.

Die *Stenolobeen* entbehren völlig der Steinzellen. Überhaupt ist bei ihnen das Auftreten sklerotischer Elemente auf ein Minimum beschränkt, indem sogar die Zahl der Bastfasern in den weit aus einander gerückten Hartbaststrängen eine äußerst geringe ist (Taf. VI, Fig. 4): die einzelnen Sklerenchymfaserbündel von *Poranthera*, *Hippocrepandra* und *Stachystemon* enthalten beispielsweise nur 2 bis 4 Bastfasern, bei den zwei ersten Gattungen reduciren sich dieselben bisweilen sogar auf eine einzige. Wichtig hierbei ist, dass die Cultur, wie *Caletia* zeigt, keinen sichtlichen Einfluss auf die Ausbildung der sog. mechanischen Gewebe ausübt.

Die Schleimbehälter von *Cluytia hirsuta* dürften wohl als individuelle Erscheinung aufzufassen sein, da dieselben nicht nur der andern Art derselben Gattung fehlen, sondern auch sonst bei den *Euphorbiaceen* nirgends beobachtet wurden. Sie entstehen lysigen in der zweiten oder dritten hypodermalen Schicht ihren Ursprung nehmend und erinnern ihrem anatomischen Bau und Gestalt nach an die gleichnamigen Organe von *Tilia*. Später liegen sie direct unter der ziemlich stark cuticularisirten Epidermis, welche selbst wohl niemals gesprengt resp. resorbirt wird (Taf. VI, Fig. 5).

Bei den *Euphorbiaceen* tritt fast überall Korkbildung ein. Die Initiale liegt fast immer in einer der äußersten subepidermalen Schichten, oft sogar direct unter der Epidermis; diese selbst ist die Korkinitiale nach den Angaben von Schacht [1]) bei *Euphorbia antiquorum*. Im Gegensatz dazu sinkt sie bei *Baccaurea* in die 7—8. Schicht unter der Epidermis und scheint sogar bisweilen direct der Bündelscheide anzuliegen. Vorwiegend wird vielschichtiger Plattenkork gebildet, Schwammkork bei *Poranthera ericoides*, *Hippocrepandra*, auch bei *Croton flavens*, *Lebidieropsis*, *Stillingia sebifera*, *Adenopeltis*, *Adriania* (Taf. VI, Fig. 6) u. a. An Mittelformen zwischen beiden Typen fehlt es natürlich auch nicht. Die Wände der einzelnen Korkzellen sind gewöhnlich unverdickt, seltener mehr oder weniger sklerotisch (*Stillingia*), bisweilen einseitig verdickt mit besonderer Bevorzugung der inneren Tangentialwand, was z. B. von manchen *Croton*-Arten,

1) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin 1856—59. I. p. 287.

Sebastiania und *Astrococcus* gilt. Typischen Steinkork, den Möller (l. c.) von *Hura* angiebt, habe ich hier nicht beobachtet; bemerkenswerth ist aber das Vorkommen desselben bei *Agrostistachys* (Taf. VI, Fig. 7).

Weitlumige Korkzellen lassen nach den Beobachtungen von Gehmacher [1]) auf einen geringen Rindendruck schließen. Dies wäre insbesondere für die oben genannten *Stenolobeen* der Fall. Hier finden wir aber die Bastfasern in äußerst minimaler Menge entwickelt, und doch sollen nach demselben Autor letztere, obwohl sie als »mechanische« Elemente am wenigsten beeinflusst werden, bei geringem Druck an Zahl erheblich zunehmen, während bei erhöhtem Druck gar keine oder nur wenige gebildet werden. Auch unter den *Hippomaneen* giebt es Beispiele, welche eine Abhängigkeit der Bastfaserbildung vom Rindendruck nicht direct erkennen lassen.

Lenticellen-Bildung kommt bei sehr vielen holzigen *Euphorbiaceen* vor, vielleicht bei den meisten. Ihre Entwicklung konnte ich nur bei *Hura* näher verfolgen und in Taf. VI, Fig. 8 abbilden. Es ergiebt sich hieraus, dass die Lenticellen dieser Pflanze dem Typus der »unter Spaltöffnungen« stehenden angehören [2]). — Am häufigsten sind die Lenticellen bei den *Phyllantheen*, wie es scheint, namentlich zeichnet sich *Antidesma* durch besonderen Reichtum derselben aus.

Die *Euphorbiaceen* gehören der Mehrzahl nach zu denjenigen Pflanzen, bei denen sich die Production von Bastfasern auf das erste Jahr beschränkt, obwohl es bei einer so umfangreichen Familie natürlich an gegentheiligen Beispielen nicht fehlt. Unter diesen ist besonders das abweichende Verhalten der *Bridelieen*, welche wiederholt Hartbastplatten erzeugen, um so bemerkenswerther, als die ihnen nächst verwandten *Phyllantheen* durchweg in der secundären Rinde die genannten Elemente entbehren. Dass *Bridelia retusa* und *Lebidieropsis* durch engen Anschluss an die *Phyllantheen* eine Ausnahme bilden, kann die Bedeutung dieses anatomischen Merkmals für die Systematik nicht beeinträchtigen.

Aber auch nur hier dürfen wir der jährlichen Wiederholung der Hartbastpartieen systematischen Werth zuschreiben; bei *Crozophora*, *Coelodiscus*, *Hippomane*, *Mallotus*, *Pera* und einigen andern vermögen wir keine constanten Beziehungen zu organographisch charakterisirten Gruppen erkennen.

Sklerotische Zellen nehmen nicht selten an der Bildung des primären und alsdann rings geschlossenen Hartbastringes Theil, viel seltener sind sie in den darauf folgenden Bastlagen, was in der späten und centripetalen Anlage dieser Gebilde seine Erklärung findet. Gewöhnlich stellen sich die

---

1) Untersuchungen über den Einfluss des Rindendruckes auf das Wachstum und den Bau der Rinden. Sitzber. K. Akad. d. Wiss. Wien 1883, Bd. LXXXVIII. Abth. I. Juli-Heft.

2) Vergl. De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877. p. 579.

Steinzellen an den Innenrand der Hartbastplatten, wie bei *Antidesma*, *Cnesmone*, *Julocroton*, *Gelonium* (Taf. VI, Fig. 9) u. a., oder in die Lücken zwischen die einzelnen Hartbastpartieen, und auch im Rindenparenchym ergiebt die häufig in die interfasciculären Radien fallende Vertheilung der Sklerose Andeutungen auf die Function dieses mechanischen Gewebesystems. Letzteres entlastet auch theilweise die Sklerenchymfasern ihrer Aufgabe: So finden wir in dem »gemischten« Sklerenchymring von *Phyllanthus acuminatus*, *Julocroton*, *Adenopeltis*, *Maprounea*, *Claoxylon* und bei den *Gelonieen* überwiegend Steinzellen, während Bastfasern nur sparsam vorhanden sind. Das Verhältniss kehrt sich aber um bei *Aporosa*, *Cleidion*, *Dalechampia*, und bei *Angostylis* und *Bridelia* sind nur ganz vereinzelt Steinzellen bei den primären Bastfasern anzutreffen.

Dass auch im Weichbast der meisten *Gelonieen*, bei *Hyaenanche*, *Angostylis* und *Trigonostemon* Steinzellen vorkommen, mag nur gelegentlich erwähnt werden; dagegen fehlen sie diesem Gewebe bei *Sauropus* und *Agrostistachys*, welche den Mangel derselben durch die Derbwandigkeit des gesammten Weichbastes ersetzen.

Über die constituirenden Elemente des Bastes ist nur zu erwähnen, dass bei *Bertya*, *Hippomane*, *Codiaeum Inophyllum* die Bastfasern einen sehr geringen Durchmesser besitzen, während anderseits bei *Eremocarpus*, manchen *Croton*, *Carumbium*, *Stillingia* u. s. diese Organe auffallend weitlumig sind, ja bei *Macaranga* erreichen sie sogar einen Durchmesser von 0,2 mm.

Das Xylem der *Euphorbiaceen* bietet bei dem durchgehends normal gebauten Holz keine Anhaltspunkte für systematische Zwecke dar. Höchstens möchte erwähnt werden, dass die *Phyllantheen* in den ältesten, am Mark gelegenen Partieen besonders stark verdickte Tracheiden besitzen, und hier die Gefäße gänzlich fehlen (Taf. VI, Fig. 10 *Hemicyclia*). Gleichzeitig muss aber erwähnt werden, dass schon eine Anzahl *Phyllanthus*-Arten, dann auch *Breynia* u. a. dies Verhalten nicht oder nur in beschränktem Maße aufzuweisen haben.

Bei denjenigen *Euphorbiaceen*, welche Milchsaft in ungegliederten Schläuchen führen, enthalten nicht selten auch mehr oder weniger zahlreiche Gefäße diesen Stoff, so namentlich *Euphorbia*, *Julocroton argenteus*, *Croton Draco*, *glandulosus*, *lobatus*, *niveus*, *Soliman*, *stipulaceus* und *xalapensis*, ferner auch (*Garcia*,) *Omphalea* und *Maprounea*. Es gelang mir nirgends, eine offene Communication zwischen Milchröhren und Gefäßen aufzufinden, und bleibt es deshalb räthselhaft, woher in diesen häufigen Fällen so reichlich vorhandener Milchsaft stammt. Die Ansicht Trecul's [1], dass offene Perforationsstellen vorhanden seien, findet also keine Stütze, und hat schon Hanstein [2] die allzugroße Verallgemeinerung jener Beobach-

1) De la présence du latex dans les vaisseaux spiraux, . . . et de la circulation dans les plantes. Ann. d. sc. nat. IV. sér. T. VIII. p. 289.

2) Die Milchsaftgefäße und die verwandten Organe der Rinde. Berlin 1864.

tungen widerlegt. — In dieselbe Kategorie von Erscheinungen gehört auch das Vorkommen des Milchsaftes in den Intercellularräumen des Markgewebes von *Omphalea*, während die benachbarten Zellen denselben nicht enthalten: es handelt sich daher hier keineswegs um intercellulare Drüsen. Bei *Jatropha Curcas* findet eine Harzbildung statt, von der eine äußere Ursache (etwa durch Verletzung) nicht nachgewiesen werden konnte; auch schien hierdurch der Vegetationsprocess selbst weniger benachtheiligt zu sein.

Das Sekret glich in seinem optischen Verhalten dem Milchsaft der deutlich differenzirten Schläuche des Rindenparenchyms, war jedoch von harzartiger Natur. Erstere Eigenschaften finden wohl darin ihre Erklärung, dass auch der Milchsaft der erwähnten Pflanze höchst wahrscheinlich die nämliche harzartige Substanz enthalten mag, denn dass der Milchsaft der *Euphorbiaceen* überhaupt zum Theil harzige Verbindungen aufzuweisen hat, resp. zu solchen oxydirt werden kann, zeigen wiederholt gemachte Analysen. Diese Anschauung verdient den Vorzug vor der andern, dass der Milchsaft selbst gewisse Veränderungen innerhalb der Gefäße erlitten habe, da gegen letztere anatomische Bedenken sprechen.

Der Vorgang der Harzbildung ist übrigens derselbe, den Frank [1]) bei der Gummibildung des Kirschbaums beschreibt: zuerst erscheinen einzelne Gefäße mit Harz gefüllt, und durch Resorption der Wände werden die Nachbarzellen, häufig sogar zwei nicht weit von einander entfernte Gefäße zur Bildung eines Sekretschlauches verwendet, aus dem das Harz nicht heraustritt. Offenbare Wandreste erweisen entgegen der Behauptung von Prillieux [2]) wie in den meisten Fällen die Entstehung des Sekretes durch Desorganisation der Zellmembran (Taf. VII, Fig. 21 u. 22). — Auch bei *Melanthesopsis* enthalten einzelne sehr zerstreute Gefäße Harz. Eine Zerstörung der Zellhaut ließ sich hier nicht beobachten.

Innerer Weichbast findet sich nach Vesque [3]) bei »*Croton punctatus*« und *Cr. Tiglium*, wozu Petersen (l. c.) noch »*Cr. Cascarilla*« und »*ciliatus*« hinzufügte. Letzterer Autor war der Ansicht, dass hier eine locale Erscheinung vorliege, und in Folge dessen setzte er die *Euphorbiaceen* mit noch sechs andern Familien, einer größeren Anzahl (15) Familien gegenüber, bei welchen typisch bicollaterale Bündel vorkommen [4]). Diese Bemerkung ist zunächst dahin zu modificiren, dass alle *Crotoneen* bicollaterale Bündel besitzen, allerdings in der Form, dass nur ein mehr oder minder reichlich Siebröhren führender Weichbast in verschiedener Entwicklung vorhanden ist. Ferner finden sich Bastelemente an der inneren Xylemgrenze vereinzelt auch in den übrigen Gruppen mit Ausnahme der *Steno-*

1) Krankheiten der Pflanzen. Breslau 1880. p. 87.
2) Comptes rendus. 1874. p. 1190.
3) Anatomie comparée de l'écorce. Ann. d. sc. nat. VI. sér. t. 2. p. 144.
4) l. c. p. 399.

lobeen, *Phyllantheen* und *Bridelieen*. Lassen wir diese Subtribus hinweg, dann können wir die einschlägigen Erscheinungen übersichtlich in 3 Entwicklungsstufen unterscheiden:

1) Wohl entwickelter Bast mit Siebröhren und Sklerenchymfasern in einzelnen Partieen leistenartig in das Mark vorspringend. — Hieher gehören sämmtliche untersuchten *Alchornea*-Arten. (Taf. VI, Fig. 11 u. 12).
2) Die Elemente des Hartbastes fehlen, jedoch sind Siebröhren vorhanden, also »typischer« Weichbast. — *Crotoneen* (Taf. VI, Fig. 13), *Aleurites*, *Mallotus* (?) (und möglicherweise noch andere der untersuchten *Euphorbiaceen*).
3) Auch die Siebröhren fehlen; an Stelle eines »typischen« Weichbastes findet sich aber mehr oder weniger Cambiform, und zwar entweder in einem geschlossenen Ringe oder in einzelnen in das Mark einspringenden Partieen, eine Vertheilung, wie sie auch die vorige Entwicklungsstufe zeigte. — Hierher gehören die *Euphorbieen*, die meisten *Acalypheen*, *Hippomaneen* und *Dalechampieen*.

Hier fehlen also die charakteristischen Organe eines »typischen« Weichbastes, und wenn sich auch bei einigen andern dieselben sicherlich werden nachweisen lassen, was mir an getrocknetem Material nicht überall gelang, so stehe ich doch nicht an, das zuletzt erwähnte Cambiform seiner Lage und Beschaffenheit nach als einen Ersatz für den echten inneren Weichbast, wie er sich auch innerhalb der *Euphorbiaceen* findet, zu betrachten, oder vielmehr dasselbe als einen rudimentär gebauten Weichbast, etwa von der Ausbildung wie die von Fischer [1]) beschriebenen Anastomosen des Siebröhrensystems von *Cucurbita* an den Anfang einer Reihe von Erscheinungen zu stellen, an deren anderm Ende Bastgebilde vollkommenster Art stehen. Ob wir letztere aber phylogenetisch als erstes Glied aufzufassen haben, oder ob etwa Rückbildungen zum einfacheren Bau der *Phyllantheen* vorliegen, darüber können wir jetzt noch nichts entscheiden.

Es ergiebt sich somit, dass die *Stenolobeen* und *Phyllantheen* (incl. *Bridelieen*) den andern Tribus darin gegenüber stehen, dass bei letzteren die Neigung zur Bildung innern Weichbastes vorhanden ist. Wir erkennen hierin also ein Merkmal von hoher systematischer Bedeutung, und an diesem Werthe können Ausnahmefälle, wie etwa der von *Cephalocroton* und *Agrostistachys* nichts ändern. Möglicherweise liegt bei der letzteren Gattung ein ähnlicher Fall vor, wie bei *Alsomitra sarcophylla* (*Cucurbitacea*), wo nach Petersen [2]) die mechanischen Gewebe auf Kosten der der Ernährung dienenden ausgebildet werden.

---

1) Das Siebröhrensystem von *Cucurbita*. Ber. Deutsche bot. Ges. Bd. I. 1883. Heft 6. p. 276.

2) l. c. p. 376.

Die Markstrahlen der *Euphorbiaceen* sind allenthalben von gleichem Bau und lassen sich für diagnostische Zwecke nicht verwenden; namentlich bietet der Stammquerschnitt überall das gleiche Bild dar. Dies Ergebniss stimmt gut überein mit den Behauptungen von Göppert [1]), Kraus [2]) und Essner [3]), welche in der Beschaffenheit der Markstrahlen nur Merkmale von relativer Güte erblicken, während dieselben sonst vielfach namentlich zur Bestimmung von fossilen Hölzern benutzt wurden.

Im Allgemeinen führen die Markstrahlen in den Fällen, wo Gerbstoff vorhanden ist, denselben reichlicher, und bei einigen Arten ist sein Vorkommen, wie es scheint, vorzugsweise auf sie beschränkt (*Breynia*). Auch das Kalkoxalat der *Phyllantheen* findet sich vorzugsweise in den Markstrahlenzellen, woraus auch die radiale Anordnung dieses Stoffes im Gewebe des Weichbastes resultirt. Das gleiche Verhalten zeigen auch *Croton*-Arten, *Crozophora* und andere *Acalypheen*.

Das Mark der *Euphorbiaceen* kann für systematische Zwecke am wenigsten verwendet werden, weil nicht nur bei einzelnen Gruppen verschiedene Typen sich vorfinden, sondern auch die Arten einer Gattung hierin variiren. Die Hoffnung, welche Gris [4]) auf die constante Form des Markes setzte, können sich wenigstens bei den *Euphorbiaceen* nicht verwirklichen; denn so zeigt nicht nur *Putranjiva* und *Securinega* unverdicktes Mark, sondern auch einzelne *Phyllanthus*-Arten (*acuminatus*, *grandifolius*, *maderaspatensis* etc.), während die übrigen *Phyllantheen* stark verdickte Markzellen besitzen. Analoge Beispiele liefern auch die übrigen Subtribus. Dies Ergebniss stimmt mit den Untersuchungen Engler's [5]) vortrefflich überein, denen zufolge auch bei den *Rutaceen*, *Simarubaceen* und *Burseraceen* Mark und Xylem keine durchgreifenden Unterschiede aufzuweisen haben.

A. Gris unterscheidet drei durch besondere physiologische Funktionen ausgezeichnete Markzellen und demnach auch drei verschiedene Markgewebe, die er als »moelle homogène, heterogène« und »moelle inerte« bezeichnet. Letzteres, d. h. Mark, welchem Kalkoxalat und Reservestoffe in den dünnwandigen Zellen gänzlich fehlen, stellt nach demselben Autor nur einen exceptionellen Fall dar, und ließ sich derselbe für die *Euphorbiaceen* nicht nachweisen. Das »moelle homogène« aus verdickten Markzellen bestehend, charakterisirt mit der oben angedeuteten Beschränkung die *Stenolobeen*, *Phyllantheen*, *Bridelieen* und einen Theil der *Euhippomaneen*. Die einzelnen Zellen zeigen deutliche Schichtung und führen meist Stärke und

1) Monographie der fossilen Coniferen. Leiden 1850.

2) Beiträge zur Kenntniss fossiler Hölzer. Abh. d. naturf. Ges. Halle. XVI. 1.

3) Über den diagnostischen Werth der Anzahl und Höhe der Markstrahlen bei den *Coniferen*. Ebenda XVI. 1.

4) Extrait d'un mémoire sur la moelle des plantes ligneuses. Ann. d. sc. nat. V. sér. t. 14. p. 76.

5) Studien, l. c. p. 28.

Gerbstoff, häufig reichlicher in den peripherischen Theilen. Anderseits gewinnt auch der Querschnitt bisweilen durch die unregelmäßige Vertheilung des Tannin's ein mosaikartiges Aussehen (*Bridelia retusa*, *Elaeriospermum*)[1].

Das »moelle heterogène«, also die Form, welche aus verdickten und zartwandigen Zellen gebildet wird, ist weit verbreitet, und zwar umfasst ein schwach entwickelter äußerer Ring derbwandiger Markzellen einen dünnwandigen Centralcylinder; viel seltener sind verdickte Zellen unregelmäßig in das Gewebe zerstreut. *Hemicyclia* besitzt eine Axe aus derbwandigen Zellen. Diese Erscheinung führt uns zu dem Auftreten eines centralen Cylinders aus kugligen Steinzellen im Mark von *Croton lucidus* und *Pera*, bei welch letzterer Gattung neben der centralen Partie auf dem Querschnitt noch radienartige Bänder derselben Beschaffenheit verlaufen (Taf. VII, Fig. 23 [b]). In beiden Gattungen sind die Steinzellen sehr porenreich und ihr Lumen auf ein Minimum beschränkt[2], wie die Fig. 23 [a] von *Pera* zeigt.

Bei *Euphorbia myrsinites* enthält das Mark zahlreiche Luftlücken, ein Verhalten, wie es Wasser- und Sumpfpflanzen häufig aufzuweisen haben, welches aber hier um so auffallender erscheint, als schizogene Luftlücken und -canäle bei Pflanzen dürrer, trockener Standorte vielleicht überhaupt noch nicht beobachtet sind.

Kalkoxalat findet sich wohl bei allen *Euphorbiaceen:* Raphidenbündel fehlen gänzlich, Drusen sind die weitaus herrschende Form, Einzelkrystalle bisweilen in mancherlei Combination und Zwillingsbildung sind ebenfalls nicht selten. Im Allgemeinen besitzt jede Art nur eine Krystallform des oxalsauren Calcium's; Drusen und Einzelkrystalle sind ungleich seltener (*Lebidieropsis*, *Homonoya*, *Hippomane* u. a.). Die Krystallzellen sind zu Schläuchen angeordnet und häufig durch Kleinheit und Kürze ausgezeichnet, wodurch, z. B. im Mark von *Mercurialis perennis* (Taf. VII, Fig. 24) auch der Übergang von Krystallzellen zu kalkfreien von den angedeuteten Größenverhältnissen begleitet wird. — Hier mögen auch beiläufig die wetzsteinförmigen Krystalle (von Abietinsäure?) genannt werden,

---

1) Wir unterlassen es, für die einzelnen Unterarten, welche Gris unterscheidet, Beispiele anzuführen, weil einzelne Formen in einander übergehend sich nicht streng unterscheiden lassen.

2) Von den Abbildungen bei Gris entsprechen unseren Steinzellen noch am besten die von *Magnolia macrophylla* (pl. V, f. 4), *Liriodendron tulipifera* (f. 5) und *Carissa arduina* (f. 10), obwohl sie nicht den Grad der Sklerose ausdrücken, welcher jene *Euphorbiaceen*-Gattungen auszeichnet. De Bary (Vergl. Anatomie etc. p. 134) erwähnt Steinzellen im Mark nur von *Hoya carnosa* und *Medinilla*, doch ist ihr Vorkommen in dem genannten Gewebe sicher kein so beschränktes. — Trécul beschreibt (Comptes rendus de l'Acad. d. sc. de Paris LX, p. 1349) 6 bis 14 mm. lange Fasern (Spicularzellen) im Mark von *Euphorbia xylophylloides*.

welche in großer Menge im Rindenparenchym von *Euphorbia splendens* abgelagert sind.

Nur ein relativ kleiner Theil der großen Familie der *Euphorbiaceen* besitzt sog. »ungegliederte« Milchröhren, deren Entwicklung durch Spitzenwachstum aus an der Embryokugel bereits differenzirten Urzellen Schmalhausen [1]) beschrieben und Schullerus bestätigt hat. Die hierher gehörigen Erscheinungen sind jedoch mannigfaltiger und mit Berücksichtigung derselben zerfallen die *Euphorbiaceen* in 4 Entwicklungsstufen.

1) Milchröhren oder sie ersetzende Organe fehlen gänzlich. Der reichlich vorhandene mit harzartigen Substanzen, welche möglicherweise aus ihm selbst deriviren, vermengte Gerbstoff findet sich mehr oder weniger in allen Zellen der parenchymatischen Gewebe: *Caletieen*, *Ampereen* (?), *Phyllantheen*, *Bridelieen* und ein Theil der *Ricinocarpeen* (*Beyeria*, *Ricinocarpus*).

2) Milchröhren ersetzt durch gegliederte Schläuche, welche wie jene im Rindenparenchym, Bast und seltener im Mark vertheilt sind. Die einzelnen Zellen von annähernd gleicher Länge: *Ricinocarpeen* z. Th. (*Bertya*, *Hippocrepandra*, *Beyeriopsis*), *Acalypheen*, *Dalechampieen* (Taf. VI, Fig. 14, 4, *Bertya gummifera*).

3) Die einzelnen Zellen der gegliederten Schläuche besitzen eine verschiedene Länge, entweder durch theilweise Resorption von Querwänden, oder durch Streckung einzelner Zellen, was vorläufig wahrscheinlicher bleibt, da auf Resorption hindeutende Erscheinungen nicht wahrgenommen werden können: *Aleurites*[2]) (Taf. VII, Fig. 16), *Garcia*, *Johannesia*.

4) Ungegliederte (verzweigte), derbwandige Milchröhren mit eigenartigem Spitzenwachstum (und häufig charakteristischen Stärkekörnern (*Euphorbia*) sind vorhanden: *Hippomaneen*, *Euphorbieen* und *Crotoneen*. Für letztere mag im Allgemeinen ein Überwiegen der genannten Organe im Weichbast typisch sein, ja es finden sich in dieser Gruppe Arten, bei welchen im Rindenparenchym Milchröhren gänzlich fehlen. Bei ersteren concentriren sie sich hauptsächlich im Rindenparenchym. [Vergl. Taf. VII, Fig. 17 (*Hura*), 18—19 (*Jatropha Curcas*.)]

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen. Mém. de l'Acad. imp. d. sc. de St. Petersbourg. VII. sér. t. 24. Nr. 2.

2) Höchst auffallender Weise erwähnen Möller (l. c.) und Höhnel (Gerberrinden. Berlin 1880, p. 18), welche beide ältere Rindenstücke von »*A. triloba*« beschrieben, diese Schläuche gar nicht, obwohl sie ziemlich häufig sind. Vielleicht gehören übrigens die von jenen Forschern untersuchten Rinden nicht zu *Aleurites*, da ich nach den bei den *Euphorbiaceen* gemachten Erfahrungen nicht annehmen kann, dass die erwähnte Art anatomisch gleichzeitig verschiedene Typen repräsentirt.

Drittes Kapitel.

Anatomische Verwandtschaft morphologischer Gruppen.

Nachweis, dass die Müller'schen Tribus durch anatomische Charaktere bezeichnet werden, dass die Baillon'sche und Bentham'sche Eintheilung nur theilweise mit der Anatomie harmonirt.

Nachdem wir die anatomischen Eigenschaften des *Euphorbiaceen*-Zweiges kennen gelernt haben, erachten wir es für unsere Aufgabe zu zeigen, dass morphologisch[1]) sich näherstehende Gruppen auch in dem histologischen Bau ihrer Stämme resp. Äste übereinstimmen. Es wird sich dabei von selbst ergeben, ob diese Übereinstimmung so weit geht, dass sie zur Charakterisirung der betreffenden Gruppen verwendet werden kann. Im bejahenden Falle aber ist auch der Beweis dafür erbracht, dass die anatomischen Merkmale in erster Linie zur Charakteristik verwendet werden können.

Um das Gesammtresultat, welches durch die folgenden Zeilen klar werden soll, an die Spitze dieses Kapitels zu stellen, so ergiebt die anatomische Untersuchung des *Euphorbiaceen*-Zweiges, dass die von Müller auf Grund morphologischer Merkmale begründete Eintheilung dieser Familie durch das histologische Studium des Stammes nur bestätigt werden kann; doch reicht die anatomische Structur nur ausnahmsweise zur Unterscheidung einzelner Subtribus aus. — Zur Charakterisirung der einzelnen Tribus sind also anatomische Merkmale in erster Linie zu verwenden.

Was zunächst die Müller'schen *Stenolobeen* anbelangt, so werden diese von Bentham und wohl auch den meisten andern Systematikern als gut begrenzte Gruppe anerkannt; Baillon dagegen erachtet das Merkmal der schmalen Cotyledonen als nicht schwer wiegend genug und vertheilt sie unter die *Phyllantheen* und *Jatropheen*, umsomehr als die nicht hierher gehörigen Gattungen *Leidesia* und *Adenocline* und in noch höherem Grade der andinische Monotypus *Dysopsis* Cotyledonen besitzen, die in ihren Breitendimensionen an die der *Stenolobeen* erinnern. Dass in der That die einzelnen Gruppen der *Stenolobeen* zu gewissen Abtheilungen der *Platylobeen* Beziehungen aufzuweisen haben, ist Müller natürlich nicht entgangen. Um diese wenigstens nach einer Richtung hin näher auszuführen, wollen wir die *Caletieen* und *Phyllantheen*, die demnach auch von Baillon vereinigt werden, in's Auge fassen.

Sie stimmen nicht nur in der imbricaten Knospenlage überein, sie gehören ferner nicht nur beide zu den biovulaten *Euphorbiaceen*, sondern

1) Die morphologischen Charaktere sind Müller's Angaben in De Candolle's Prodromus XV, 2 entnommen.

die Blütenverhältnisse sind in beiden Gruppen analoge. Folgende Tabelle kann unsere Behauptung beleuchten:

	Caletieae	*Phyllantheae*
Petal. vorhanden		
Ovar. rudim.	*Poranthera*	*Andrachne, Antidesma, Savia* etc.
Diclinie vollk.	—	*Sauropus*
Centraler Discus	—	*Freireodendron*
Apetale Blüten[1])		
Ovar. rudim.	*Caletia*	*Bischoffia, Hieronyma, Securinega* etc.
Diclinie vollk.	*Pseudanthus*	*Phyllanthus, Melanthesopsis, Hyaenanche* etc.
Centraler Discus	—	*Hemicyclia*

Schon hieraus ist ersichtlich, dass die Reduction der einzelnen Blütentheile zu wiederholten Malen stattgefunden haben muss; wenn man ferner bedenkt, dass die Zahlenverhältnisse und die Verwachsung der einzelnen Glieder überaus schwanken, dass beispielsweise bei der Gattung *Phyllanthus* das Androeceum aus 2—16 Gliedern zusammengesetzt ist, so leuchtet ein, dass wie bei den *Araceen* die diagrammatischen Verhältnisse der *Euphorbiaceen* für die Aufstellung eines natürlichen Systems wenig Verwendung finden dürfen. Um so auffallender aber erscheint demgemäß die Constanz der imbricaten Knospenlage bei den *Caletieen* und *Phyllantheen* und die Anzahl der Ovula innerhalb eines Fruchtknotenfaches.

In ähnlicher Weise, wie es oben für die *Caletieen* geschehen ist, könnten wir auch für die *Ricinocarpeen* und *Ampereen* analoge Beziehungen zu den *Platylobeen* aufsuchen.

Die erwähnte Dissonanz innerhalb der *Stenolobeen* wird noch gewichtiger, wenn analoge Verschiedenheiten im histologischen Bau hinzukommen. Die *Caletieen* entbehren jeder Milchröhren und Gerbstoffschläuche, besitzen auch nie innern Weichbast und schließen sich also in dieser Beziehung den *Phyllantheen* an; die *Ricinocarpeen* (und *Ampereen?*) dagegen verhalten sich gerade entgegengesetzt, indem sie wohl differencirte Gerbstoffschläuche der zweiten Stufe zeigen.

Wir stehen vor einer schwierigen Entscheidung: entweder wir opfern die erwähnten Beziehungen der einzelnen stenoloben Tribus und fassen sie mit Müller und Bentham zusammen, oder wir folgen Baillon. Wir entscheiden uns für das Erste, indem wir, abgesehen von ihrem fast durchweg ericoiden Habitus, ihre schmalen Cotyledonen als vorzügliches Merkmal betrachten; wohl nur selten besitzt eine Pflanzengruppe auch einen so scharf begrenzten Verbreitungsbezirk als diese. In welcher Weise wir uns

1) Stamina alsdann den Elementen des Kelches opponirt.

aber die oben näher ausgeführten tiefgreifenden Verschiedenheiten zu erklären haben, soll das letzte Kapitel zeigen. Übrigens werden anatomisch alle Stenolobeen durch die auf ein Minimum herabgesunkene Hartbastproduction und ein schwammiges Rindenparenchym zusammengehalten. Dass wir in dem rudimentären Hartbast wirklich ein gutes Merkmal vor uns haben, zeigt jene von mir untersuchte *Caletia* des berliner bot. Gartens, welche in der Beschaffenheit des Hartbastes von der spontan gewachsenen durchaus nicht abweicht.

Über die *Phyllantheen* können wir uns kurz fassen, da ihre Blütenverhältnisse im Allgemeinen oben schon charakterisirt wurden; auch erfahren gerade sie bei allen Autoren keine besonders abweichenden Umgrenzungen. Nur Müller erkennt neben ihnen noch die gleichwerthige Tribus der *Bridelieen* an. Bentham stellt zwar ebenfalls die hierher gehörigen Gattungen den übrigen *Phyllantheen* aber innerhalb letzterer gegenüber, scheint aber sonst auf das Merkmal der valvaten Knospenlage nicht den Werth zu legen, der ihr hier, wie auch in vielen andern Familien, sicherlich gebührt; die Vereinigung derselben mit *Amanoa*, welche Baillon durchführt, ist eben wegen der abweichenden Knospenlage, dann wegen der verschiedenen Beschaffenheit der Samen u. s. w. ganz unstatthaft. Die allgemeine Formel für die männlichen Blüten ist $K_5\ C_5\ A_5$; die Diclinie ist vollkommen oder die männliche Blüte enthält ein rudimentäres Pistill (*Stenonia*); dann neigt *Nanopetalum* zur Apetalie u. a. m. — Ganz ebenso wie durch die Knospenlage sind aber die *Bridelieen* durch die jährlich sich wiederholende Hartbastproduction vor den *Phyllantheen* ausgezeichnet. Beide Merkmale ermöglichen eine so scharfe Trennung, dass wir mit Müller die *Bridelieen* als eine den *Phyllantheen* coordinirte Tribus betrachten müssen.

Bentham fasst, wie gesagt, vier Genera der Müller'schen *Hippomaneen* als *Galearieae* zusammen und stellt sie den übrigen platyloben *Euphorbiaceen* mit Ausnahme der *Phyllantheen* und *Euphorbieen* gegenüber. Wiewohl er von dieser Gruppe selbst zugiebt, dass sie »*nimis artificialis*« sei, weist er ihr doch anderseits eine gewisse Mittelstellung zwischen den *Phyllantheen* und seinen *Crotoneen* an; letzteren kommen sie durch die Einzahl der Ovula in der That nahe, ersteren dadurch, dass die Stamina des äußern Kreises den Kelchblättern opponirt sind. Mir lag keine Art aus dieser Gruppe zur Untersuchung vor, indess möchte ich auf die zuletzt erwähnten Stellungsverhältnisse weniger Gewicht legen, als Bentham thut, besonders so lange umfangreichere und eingehendere morphologische Studien über die *Crotoneen* Bentham's nicht vorliegen. So ist es durchaus nicht abgemacht, in welcher Weise die Alternanz von Sepal- und äußerem Staminalkreis zu erklären, und ob nicht mehrere Deutungen zulässig sind. Im Übrigen zeigt die durch Baillon[1]) gegebene Entwicklungsgeschichte von *Jatropha acu-*

1) Etude, pl. XIV, f. 12—17.

minata W., dass hier der innere Staubblattkreis früher angelegt wird, als der äußere, und bei *Manihot* und den *Gelonieen* ist nach Müller geradezu wie bei den *Phyllantheen* der äußere Staminalkreis den Elementen des Kelches opponirt. Wir sehen schon hieraus, dass die Situation des äußern Staminalkreises, worauf Bentham das Hauptgewicht legt, keine durchgreifenden Merkmale ergiebt; ebenso schwankend sind die übrigen Verhältnisse, denn die Petala fehlen z. B. bei *Tetrorchidium*, welche normal vorhanden sein sollen, u. a. m.

Würde Bentham die *Euphorbieen* und *Galearieen* mit unter seine *Crotoneae* aufgenommen haben, dann wäre innerhalb der *Platylobeen* der Gegensatz zwischen *Phyllantheen* und *Crotoneen* ein tief durchgreifender, und diese beiden Gruppen natürlich. Alsdann hätten wir dort biovulate, hier uniovulate Formen; von einem Übergang ist nicht die Rede. Die Trennung erstreckt sich sogar auf das histologische Verhalten: ich habe im nächsten Kapitel diese beiden Gruppen als den phyllanthoidischen und crotonoidischen Typus unterschieden.

Innerhalb unserer *Crotonoideae* kommen zunächst die *Euphorbieen* und *Crotoneen* (*Eucrotoneae* Benth.) nicht in Frage, weil sie als leicht charakterisirte Gruppen von den Autoren in gleichem Sinne verstanden wurden. Erstere mit ihrem Cyathium[1]) und den genugsam bekannten Milchröhren, letztere mit ihren in der Knospe nach einwärts gekrümmten Staubblättern[2]), ihren complicirten Trichomgebilden, inneren Weichbastlagen und denselben Milchröhren, wie jene besitzen, sind in der That hierdurch scharf genug bezeichnet.

Die übrigen *Crotonoideae* zerfallen, wenn wir vorläufig von den *Dalechampieen* absehen, nach Müller in die *Acalypheen* und *Hippomaneen*, beide durch die Knospenlage des männlichen Kelches, welche hier imbricat, dort valvat ist, scharf geschieden, dann aber auch durch die Milchröhren, welche bei den *Hippomaneen* unserer vierten, den *Acalypheen* der zweiten Entwicklungsstufe entsprechen.

Es würde zu weit führen, wollten wir auch hier den Nachweis dafür erbringen, dass die Zahlenverhältnisse, Verwachsung, Reduction u. s. w.

---

1) Wenn Baillon, wie Payer den Versuch macht, das Cyathium von *Euphorbia* als Einzelblüte zu deuten, so können wir dem nicht beipflichten. Wir sind durch die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten Warming's, die bekannten Analogien mit *Dalechampia*, *Anthostema* und einer leider unpublicirten australischen Gattung (R. Brown, Verm. Schriften I. p. 58), durch die wiederholt gemachten antholytischen Beobachtungen von der Richtigkeit der Theorie R. Brown's überzeugt trotz der (nicht stichhaltigen) Einwände von Hieronymus (Bot. Ztg. 1872. Sp. 169) und der entwicklungsgeschichtlichen Deutung Pedersen's (Bot. Tidsskr. Kjöbenhavn 1873. p. 157), welch' letztere nur zeigt, dass Pedersen die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte gänzlich missverstanden hat. — Die Litteraturangaben hierüber in jedem Handbuch.

2) Die diagrammatischen Blütenverhältnisse hat Baillon (Etude) auf pl. XVII dargestellt.

in der einen und andern Gruppe mancherlei Variationen unterworfen sind; zudem existiren in den beiden parallelen Reihen eine Anzahl Genera, welche selbst in ihrem allgemeinen Blütenbau conform gebaut sind, ja selbst die Subtribus sind in beiden Reihen nach nahezu denselben Principien construirt. Selbst der Aufbau der Inflorescenz, den Bentham noch besonders betont, bietet keine durchgreifenden Verschiedenheiten dar.

Die *Hippomaneen* Müller's werden von Baillon und Bentham nur theilweise anerkannt, soweit sie nämlich die *Euhippomaneen*, *Carumbieen* und *Hureen* Müller's betreffen, d. h. diejenigen apetalen *Hippomaneen*, deren Blüten meist trimer sind und des Discus entbehren, also centrale Stamina besitzen.

Alle anderen *Hippomaneen* und *Acalypheen* vereinigt Baillon unter seinen *Jatropheen* und zwar mit Unrecht, wie wir glauben, denn die colossale Gruppe von 87 Genera umfasst nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch sehr heterogene Pflanzen. Sie enthalten nicht nur die auf Neu-Holland beschränkten *Ricinocarpeen* mit schmalem Embryo und imbricater Knospenlage, sondern auch die valvaten *Acalypheen* und einen nicht unbedeutenden Theil der *Hippomaneen* mit imbricatem Kelch in der männlichen Blüte. Gerade die Knospenlage verdient hier aber, wie z. B. auch in der Reihe der *Labiatiflorae* besondere Beachtung, worauf Müller in der Replik gegen Baillon ausdrücklich zurückkommt.

In anatomischer Hinsicht finden sich unter den *Jatropheen* zunächst jene australischen Gattungen mit dem typisch rudimentären Weichbast, ferner die gegliederten Milchröhren der Stufe 2 bei den Gattungen der *Acalypheen*, diejenigen der Stufe 3 bei *Aleurites* und Verwandten, und schließlich ungegliederte Schläuche der Stufe 4 bei *Jatropha*, *Trigonostemon*, *Gelonium* und vielen andern.

Dagegen spaltet Baillon die Gattungen *Ricinus* und *Homonoya* wegen der bekannten verzweigten Staubblätter als besondere Gruppe ab. Abgesehen davon, dass auch in andern Familien derartige Stamina vorkommen, so unterliegt es jedenfalls dem subjectiven Ermessen, dies an sich gute Merkmal so hoch zu schätzen, dass die dadurch charakterisirten Gattungen jene hohe Stellung einnehmen. Für mich war das anatomische Verhalten der *Ricineen* entscheidend, demzufolge ich mich Müller und Bentham anschloss und diese Gruppe innerhalb der *Acalypheen* unterzubringen geneigt bin.

Neben den *Acalypheen*, *Hippomaneen* und den bereits oben erwähnten *Crotoneen* unterscheidet Bentham innerhalb seiner *Crotoneae* ferner die apetalen *Gelonieen* mit centralen Staubblättern, von denen die äußern den Kelchabschnitten opponirt sind, und meist gegenständigen Blättern. Die imbricate Knospenlage weist unzweifelhafte Beziehungen zu den *Hippomaneen* auf, mit denen sie auch in ihrer Anatomie übereinstimmen; doch ist hier hervorzuheben, dass eine reichliche Steinzellenbildung stattfindet,

wodurch allerdings diese Gruppe gegen die andern Gattungen der *Hippomaneen* scharf abgegrenzt wird.

Durch das Auftreten der häufigen Sklerenchymzellen tritt die eben erwähnte Gruppe in Analogie mit *Pera*, die wie jene in der männlichen Blüte ein Receptaculum elevatum besitzt. Die Genera *Ditta* und *Omphalea*, denen ein solches Receptaculum abgeht, entbehren auch bei Weitem dieser häufigen Steinzellen. Es scheint demnach die von Bentham vorgeschlagene Begrenzung der *Gelonieen* der Natürlichkeit mehr zu entsprechen.

Durch die Aufstellung der *Jatropheae* hat Bentham die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Johannesia*, *Aleurites* (*Garcia*, *Hevea* u. a.) zu der Gattung *Jatropha* selbst, in deren Nähe übrigens nothwendigerweise die von Bentham irrtümlich abgeschiedene Gattung *Manihot* gehört, angedeutet. Zwar setzen sich die Bentham'schen *Jatropheen* aus Gattungen der *Acalypheen* und *Hippomaneen* zusammen und schon deshalb spricht der Unterschied in der Knospenlage gegen eine derartige innige Verschmelzung; allein die von Bentham betonten Verwandtschaftsbeziehungen finden doch auch einen Ausdruck, abgesehen vom cymösen Bau der Inflorescenz, darin, dass bei *Johannesia*, *Aleurites* u. s. w. die Knospenlage nicht echt valvat, sondern »duplicativo-valvaris«, resp. »laciniae subirregulariter valvatim rumpentes« sind. Diese gewissermaßen intermediäre Stellung der *Johannesieen*, unter welcher Bezeichnung wir die oben citirten Genera zusammenfassen, bringt sich auch in ihrem histologischen Bau zum Ausdruck, demzufolge hier viel deutlicher differenzirte Milchsaftschläuche als bei den *Acalypheen* vorkommen, und diese der Stufe 3 angehören. Gegen eine wirkliche Verschmelzung der *Johannesieen* mit *Jatropha* spricht aber außer der Knospenlage auch die Verschiedenheit der Milchröhren, die bei *Jatropha* und *Manihot* auf der Stufe 4 stehen.

Inwiefern die Milchsaftschläuche der *Johannesieen* eine Mittelstellung zwischen den gleichnamigen Organen der *Acalypheen* und *Hippomaneen* (Stufe 2 und 4) darstellen, können wir uns theoretisch so zurechtlegen: Bei den *Johannesieen* erlangen einzelne in der Mitte des ursprünglich gegliederten Schlauches gelegene Zellen die Fähigkeit sich in ihrer Längsaxe ganz erheblich zu strecken. Denken wir uns nun die Zahl der die Röhren bildenden Zellen auf eine reducirt und diese gleich von Anfang an mit besonders ausgeprägtem Längenwachstum begabt, analog dem Spitzenwachstum der Pilzhyphen, wie Schmalhausen vergleichend anführt, dann erhalten wir aus den gegliederten Schläuchen diejenigen des sog. ungegliederten Typus. An der obigen Behauptung könnte selbst die Beobachtung einer Membran-Resorption in den Schläuchen der *Johannesieen* nichts ändern, weil alsdann anzunehmen wäre, dass der immerhin complicirte Weg zur Bildung von Milchsaftbehältern vollkommenster Art durch Auflösung der horizontalen Zellmembranen durch einen einfacheren substituirt worden wäre. Bei dieser Deduction schreiben wir allerdings den

„Sekretschläuchen« der *Johannesieen* dieselbe Bedeutung zu, wie den »Milchröhren« der *Jatropheen;* wir konnten ja auch im Inhalt dieser Organe bei beiden Gruppen keine Unterschiede auffinden.

Nach dem Gesagten betrachten wir unsere *Johannesieen* als besondere Tribus innerhalb der *Crotonoideae*, durch eigentümliche Knospenlage und ebenso eigenartige Milchsaftschläuche charakterisirt.

Die von Bentham von *Jatropha* abgetrennte Gattung *Manihot*, welche von jener nur durch das Fehlen der Blumenblätter und den intrastaminalen Discus verschieden ist, wird mit 4 Genera der *Acalypheen* zu der Gruppe der *Adrianeen* vereinigt. Die zur Charakteristik derselben verwendeten Merkmale, nämlich die Apetalie und namentlich der Aufbau der Inflorescenz, scheinen dem histologischen Verhalten nach keine wesentliche Differenz (mit Ausschluss von *Manihot*) gegen die *Acalypheen* zu bedingen.

Ähnlich verhält es sich mit seinen *Crozophoreen*: diese fassen solche Gattungen der *Hippomaneen* und *Acalypheen* zusammen, welche Petala in der männlichen Blüte besitzen, und deren Blütenstand meist einfach axillär oder seltener terminal-rispig ist. Müller hat für uns jedoch schon erwiesen, dass das Vorhandensein oder Fehlen von Blumenblättern im Vergleiche zur Knospenlage ein Merkmal niederen Ranges darbietet, und der Vergleich mit andern Gruppen zeigt, dass auf die Art der Verzweigung keine durchgreifenden und allgemein gültigen Regeln zu basiren sind[1]). Ganz ebenso wie aber durch die Ästivation des männlichen Kelches die mit freien oder verwachsenen Petalen versehenen Gattungen *Trigonostemon, Codiaeum, Cluytia* u. a. unzweifelhaft den *Hippomaneen* zugewiesen werden, geschieht es in übereinstimmender Weise auch durch das Auftreten von Milchröhren der Stufe IV. Die andern hierher gerechneten Gattungen

---

1) Als Beleg für das oben Gesagte dienen Bentham's eigene Worte. Zur Erklärung sei vorausgeschickt, dass derselbe die Inflorescenz in zweiter Linie bei der Charakterisirung der großen Gruppen, in erster Linie als Charakter der Subtribus der *Crotoneae* benutzt.

Phyllantheae: Infloresc. axillares v. lateral. rarius ad apices ramorum subpaniculatae.

Crotoneae: Infloresc. varia, saepius racemoso-spicata v. paniculata.

Jatropheae: Paniculae 2-, 3-chotome cymosae, rarius ad fascicul. terminal. reductae.

Eucrotoneae: Racemi spicae v. rarius paniculae racemiformes, axillares rarius terminales v. ad apices ramorum paniculati.

Crozophoreae: Spicae racemi v. rarius paniculae racemiformes, axill., rarius terminales v. ad apices ramorum paniculati.

Adrianeae: Racemi v. spicae omnes terminales, simplices.

Acalypheae: Racemi v. spicae axillares v. ad apices ramorum paniculati, saepius tenues simplices v. ramosi, v. rarius ad fasciculos sessiles axillares reducti.

Gelonieae: Spicae v. glomeruli rarius racemi axillares.

Plukenetieae: Spicae v. racemi axillares subterminales.

Hippomaneae: Spicae v. racemi axillares v. terminales, interdum paniculati.

Sagt doch übrigens Bentham selbst, dass die Inflorescenz »non semper exacte definienda« sei.

gehören wegen der valvaten Knospenlage zu den *Acalypheen*, von denen sie auch anatomisch nicht zu trennen sind. Sie besitzen mit Ausschluss von *Caperonia* centrale Staubblätter, und zwar entweder in zwei Kreisen, wie bei *Agrostistachys* oder in einem, wie bei den eigentlichen *Crozophoreen*.

Die *Plukenetieen* Bentham's umfassen zunächst die Müller'schen *Dalechampieen*. Obwohl nun diese Gruppe in vollständigster Analogie zu den *Euphorbieen* stehend durch ihre zweigeschlechtlichen Involucra systematisch streng gesondert erscheint, konnte ein anatomisches Merkmal von durchgreifendem Werth nicht gefunden werden. Sie scheinen sich von den *Acalypheen* aus entwickelt zu haben, während die *Euphorbieen* aus einem gemeinsamen Stamm mit den *Hippomaneen* hervorgingen. Dies beweist nicht bloß die Knospenlage, sondern auch das anatomische Verhalten der Milchröhren.

Die übrigen hierher gehörigen Gattungen sind sämmtlich apetal und besitzen den unten mitgetheilten Bau der Inflorescenz. Beide Merkmale bieten keinen Anlass zu einer exclusiven Stellung derselben, umsoweniger als keine andern allgemein gültigen Merkmale im Blütenbau diese Gattungen zusammenhalten. Bedenken wir ferner, dass in ihrem anatomischen Bau eine vollkommene Übereinstimmung mit den *Acalypheen* vorhanden ist, dann müssen wir auch diese Bentham'sche Subtribus den *Acalypheen* einverleiben.

Wir haben somit die am Eingange dieses Kapitels ausgesprochene Behauptung nachgewiesen, dass die Müller'sche Eintheilung der *Euphorbiaceen* durch die Anatomie derselben gestützt wird. Folglich können aber auch die Systeme Baillon's und Bentham's vom Standpunkt einer systematisch-anatomischen Methode nicht anerkannt werden, indem wir oben schon zeigten, dass die einzelnen Tribus derselben verschiedene morphologische und anatomische Typen enthalten.

Viertes Kapitel.

Anatomisches System der Euphorbiaceen.

Im vorigen Kapitel haben wir zu zeigen versucht, dass morphologische und anatomische Merkmale bei gewissen Gruppen der *Euphorbiaceen* zusammenfallen; ja wir können danach geradezu behaupten, dass histologische Charaktere in erster Linie zur Diagnose der Tribus verwendet werden dürfen. Nachstehend geben wir eine Übersicht des *Euphorbiaceen*-Systemes, wobei wir die morphologischen Merkmale übergehen und zur Definition der Gruppen nur histologische verwenden. Das gegebene System fällt natürlich mit dem Müller's zusammen; wenn wir aber die *Stenolobeen* hier dennoch zerlegen, so geschieht dies nur, weil wir lediglich anato-

mische Charaktere berücksichtigen. Der gegen die Anschauungen des vorigen Kapitels sich mithin ergebende Widerspruch soll im letzten Abschnitt seine Lösung erfahren, wo wir noch einmal auf die systematisch jedenfalls gut begründete Gruppe der *Stenolobeen* zurückkommen.

I. Phyllanthoideae.

(Euphorbiaceae biovulatae auct.)

Milchröhren und gegliederte Schläuche fehlen, ebenso jede Andeutung eines innern Weichbastes. Die Elemente des Holzes, sowie meist auch das Markgewebe sind auffallend dickwandig.

1) *Caletieae* Müll. Der nur im ersten Jahre gebildete Hartbast ist auf ein Minimum reducirt. Steinzellen fehlen immer. Krystalle nicht vorwiegend in den Markstrahlen. In der schematischen Figur 25[a] bedeutet *r* das primäre Rindenparenchym, *h* den Hart-, *w* den Weichbast, *x* das Xylem. Der Grad der Verdickung wird durch die mehr oder weniger dunkle Schraffirung angedeutet.
2) *Phyllantheae* Müll. et auct. Der nur im ersten Jahre gebildete Hartbast bildet mehr oder weniger mächtige Platten. Krystalle zahlreich, namentlich im Weichbast radial angeordnet. Das Xylem besteht in den ältesten Zonen aus außerordentlich stark verdickten Tracheiden ohne Gefäße. — Die Subtribus lassen eine anatomische Unterscheidung nicht mehr zu; deshalb wurde auch von der Untersuchung einer größeren Anzahl *Phyllantheen* Abstand genommen, nachdem sich bereits ein übereinstimmender Bau des Stammes herausgestellt hatte (Fig. 25[b]).
3) *Bridelieae* Müll. Der in mehrjähriger Folge angelegte Hartbast bildet mächtige Platten, im Übrigen schließt sich der Bau derselben an den der *Phyllantheen* an, mit welchen sie auch durch die einmalige Production von Hartbast bei *Lebidieropsis* und *Bridelia retusa* verbunden sind. (Fig. 25[c].)

II. Crotonoideae.

(Euphorbiaceae uniovulatae auct.)

Milchröhren, resp. gegliederte Schläuche sind vorhanden im Rindenparenchym, Bast und bisweilen auch im Mark. Bicollaterale Bündel finden sich in vollkommenster Ausbildung oder der innere Bast wird durch ein aus Cambiform bestehendes Gewebe vertreten.

A. Acalyphineae.

Milchröhren gegliedert, übrigens bisweilen schwer nachweisbar.

1) *Ricinocarpeae* Müll. Hartbast auf ein Minimum reducirt; innerer Weichbast ohne jede Andeutung. Gegliederte Schläuche von fast gleich langen Zellen, nur bei einigen Gattungen (*Bertya*, *Beyeriopsis*, *Hippocrepandra*) vorhanden; *Beyeria* schließt sich an die *Caletieen* an. Hieraus ist ersichtlich, dass in dieser Abtheilung, welche ihrer morphologischen Merkmale wegen nicht getheilt werden soll, anatomisch der Übergang vom vorigen Typus zu dem der *Crotonoideae* stattfindet. In Betreff der geringen Mächtigkeit der Hartbastbündel bilden sie ein Analogon zu den *Caletieen*, wodurch das erwähnte Merkmal als den *Stenolobeen* charakteristisch und in so ausgezeichnetem Maße den andern *Euphorbiaceen* fremd, an Bedeutung gewinnt. — Es ist wahrscheinlich, dass die *Ampereen* hierher gehören, doch unterlasse ich eine bestimmte Behauptung auszusprechen, weil das mir vorliegende Material nicht beweiskräftig genug war.

2) *Acalypheae*[1]) Müll. (excl. *Johannesieae*, *Garcieae* et (?) *Heveeae*) et *Dalechampieae* Müll. Innerer Weichbast ist in der oben angegebenen Form vorhanden. Hartbast kräftig entwickelt. Gegliederte Schläuche aus fast gleich langen Zellen mehr oder weniger deutlich wahrnehmbar. Die Subtribus lassen (vielleicht mit einigen Ausnahmen) eine anatomische Charakteristik nicht mehr zu.

Auf die mehrfache Hartbastproduction bei *Coelodiscus*, welche Gattung von Müller in eine besondere Subtribus gestellt wird, ist weniger Gewicht zu legen, weil eine solche auch echten *Acalypheen* zukommt. Dagegen besitzen die *Pereae* Müll. neben mehrfachen Hartbastbündeln auch überaus reichliche Steinzellenbildung. Durch Überbrückung der Zwischenräume vermittelst sklerotischer Elemente bilden sich ununterbrochene Sklerenchymringe. Dadurch tritt die Gattung *Pera* (ob alle Arten??) in vollständigste Analogie mit den *Gelonieen* der *Hippomaneen*; anatomisch unterscheidet sie sich von diesen durch den Mangel an ungegliederten Milchröhren.

---

1) Entwicklungsgeschichtliche Angaben über die Gerbstoffschläuche von *Ricinus* finden wir bei Kutscher: Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. »Flora« 1883, p. 39. — Die von De Bary (vergl. Anatomie p. 454) citirte Stelle aus Hanstein's »Milchsaftgefäßen«, der zufolge bei *Mercurialis*, *Ricinus* u. s. w. ungegliederte Schläuche vorkommen sollen, konnte ich nicht bestätigen; sie beruht wahrscheinlich auf einer Verwechselung dieser Organe mit Bastfasern, da er an einer andern Stelle behauptet, dass die Milchsaftgefäße von *Ricinus* »an Stellung und Gestalt den Bastfasern gleich sind«.

3) *Dalechampieen* Müll. Anatomisch von den *Acalypheen* nicht zu trennen, stellen sie in dieser Gruppe ein Analogon zu den *Euphorbieen* dar.

4) *Johannesieae*, *Garcieae*, (?) *Heveeae* Müll. Diese Pflanzen schließen sich den *Acalypheen* eng an und unterscheiden sich von diesen dadurch, dass die gegliederten Schläuche nicht selten in der Mitte ihrer Längsausdehnung überaus lange Zellen besitzen. Dem optischen Verhalten ihres Milchsaftes nach erinnern sie an *Jatropha Curcas*.

B. Hippomanoineae.

Milchröhren ungegliedert.

5) *Hippomaneae* Müll. Innerer Weichbast wie oben angegeben, Hartbast normal. Milchröhren ungegliedert, vorwiegend außerhalb des primären Hartbastringes. Epidermis ohne charakteristische Trichombildung (Fig. 25[d] *m* Milchröhren). Das Vorkommen der Milchröhren im Mark mag vielleicht physiologische Gruppen charakterisiren und ist für diese Zwecke eine hierauf fußende Eintheilung, wie sie etwa Schullerus [1]) für *Euphorbia* gab, zu billigen; systematische Gruppen werden dadurch nicht bezeichnet. — Von den Subtribus sind die *Gelonieen* durch einen »gemischten« Sklerenchymring, wie ihn *Pera* unter den *Acalypheen* zeigt, ausgezeichnet, ob auch andere Gruppen anatomisch übereinstimmen, mag dahingestellt bleiben.

6) *Euphorbieae* auct. Diese weichen anatomisch durch kein wesentliches Merkmal von den *Hippomaneen* ab. Die Differenzen erklären sich z. Th. auch durch äußerliche Einflüsse bedingt, durch die krautige Beschaffenheit des Stengels u. a. m. Ihr Milchsaft führt meist reichlich Stärke, ein Verhalten, das zwar bei den *Hippomaneen* in so ausgezeichnetem Grade nirgends beobachtet wurde, aber auch bei Weitem nicht allen *Euphorbien* zukommt (Fig. 25[d]).

7) *Crotoneae* auct. Von den *Hippomaneen*, denen sie am nächsten stehen, durchgehends durch die complicirten Trichomgebilde verschieden. Die ungegliederten Milchröhren vorwiegend innerhalb des primären Hartbastringes, dagegen enthält das Rindenparenchym häufig hellgelbes oder braunes Öl in einzelnen Zellen oder kurzen Schläuchen. Die Sectionen von *Croton*, von denen 7 untersucht wurden (*Eluteria*, *Eucroton*, *Astraea*, *Decarinum*, *Heptallon*, *Angelandra*, *Drepadenium*) haben keinerlei durchgreifende Unterschiede aufzuweisen, was auf die nahe Verwandtschaft der *Croton*-Arten schließen lässt (Fig. 25[e]).

1) l. c. p. 38.

Fünftes Kapitel.

Die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Euphorbiaceen-Tribus.

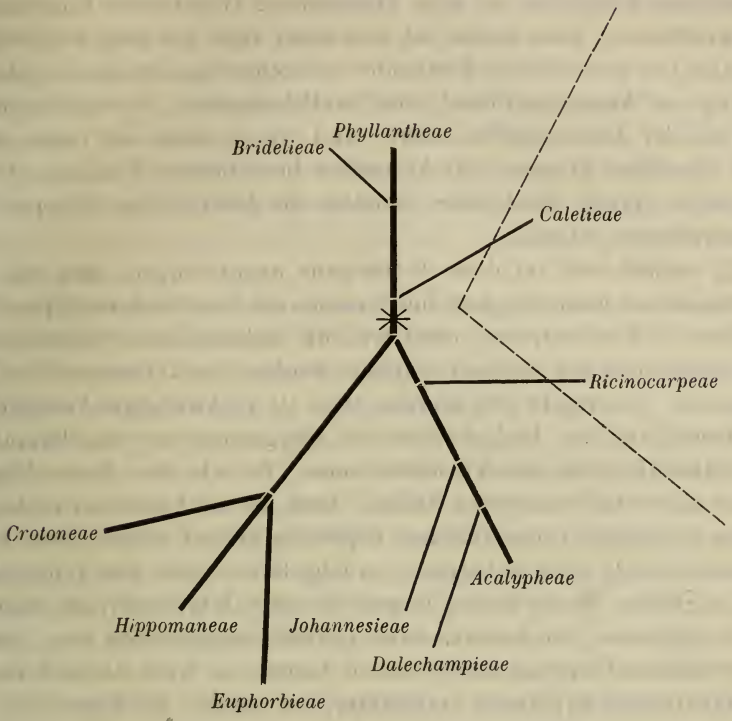
Die drei großen anatomischen Typen der *Euphorbiaceen* und ihr phylogenetisches Verhältniss. — Graphische Darstellung der phylogenetischen Beziehungen. — Die *Caletieen* entstanden durch Isolation gewisser *Euphorbiaceen*-Gruppen auf Australien. — Allgemeine Sätze über die muthmaßliche Entwicklung der *Euphorbiaceen*. — Übereinstimmung derselben mit Bentham's Hypothese.

Wenn wir den Versuch machen die phylogenetischen Beziehungen der einzelnen *Euphorbiaceen*-Gruppen mit Hilfe der Anatomie festzustellen, so setzen wir zunächst voraus, dass gerade im histologischen Bau die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Pflanzengruppen am sichersten zum Ausdruck gelangen. Es hat sich ja auch beim Studium der meisten größeren Pflanzenfamilien herausgestellt, dass gerade die anatomisch charakterisirten Gruppen auch die ältesten sind. Dabei sind wir weit davon entfernt, einen bis in's Einzelne eindringenden Stammbaum der Familie zu construiren, wozu das bis jetzt vorliegende morphologische Material ebenfalls bei Weitem nicht ausreichen würde; wir begnügen uns vielmehr damit, das relative Alter der einzelnen Tribus, soweit es thunlich ist, zu bestimmen.

Da der crotonoidische Typus eigentlich zwei Untertypen enthält, deren Hauptvertreter in der Jetztzeit die *Acalypheen* resp. *Hippomaneen* sind, so zerfallen die *Euphorbiaceen* zunächst in 3 große Gruppen; die *Phyllanthoideae*, *Acalyphoineae* und *Hippomanoineae*, welche letzteren sich wieder näher stehen, als jeder von ihnen den *Phyllanthoideae*. Ohne Zweifel sind jene auch auf einen jüngern gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. Es leuchtet augenblicklich ein, dass wir die *Phyllanthoideae* als die phylogenetisch ältesten *Euphorbiaceen* zu betrachten haben, bei denen eine Differenzirung von Schläuchen noch nicht stattgefunden hat, und welche auch keinerlei Weichbastelemente am Mark besitzen. Die beiden andern Gruppen sind phylogenetisch jünger, und zwar scheint es, dass im Allgemeinen die *Hippomanoineae* als die phylogenetisch jüngsten *Euphorbiaceen* aufgefasst werden müssen.

Um die bisher kurz angedeuteten Verhältnisse etwas eingehender zu veranschaulichen, wählen wir folgendes Schema, in welchem in der kleinsten Entfernung vom Mittelpunkt diejenigen Tribus stehen, die keinerlei Gerbstoffschläuche aufzufassen haben; der mittleren Entfernung entspricht die Stufe der gegliederten, der größten diejenigen der ungegliederten Röhren. Wegen der Übereinstimmung anatomischer Merkmale mit systematischen, umfasst der nach oben gehende Ast überhaupt die

biovulaten *Euphorbiaceen*, der andere die uniovulaten. Der spitze Winkel schließt die stenoloben Tribus ein[1]).



Einer weiteren Erklärung bedarf diese graphische Darstellung nicht. Der acalyphoine Stamm spaltet sich außer den *Acalypheen* und *Ricinocarpeen* in noch zwei andere Gruppen, von denen wir annehmen, dass die *Johannesieen* die älteren sind, weil sie in Übereinstimmung mit anderweitigen Erfahrungen schon histologische Verschiedenheiten darbieten. Über das Altersverhältniss der drei hippomanoiden Tribus wüsste ich keine befriedigende Entscheidung zu treffen, weshalb sie in der obigen Figur als gleichaltrig gezeichnet wurden, obwohl die *Euphorbieen* mir die jüngere Abzweigung zu sein scheinen. Die *Bridelieen* als directe Descendenten der *Phyllantheen* zu betrachten, dürfte auf keinen Widerspruch stoßen.

Nunmehr können wir auch unsere Vermuthung über die systematisch jedenfalls gut begründete Abtheilung der *Stenolobeen* anführen. Das Merkmal der schmalen Cotyledonen deutet gewissermaßen auf eine Anpassungs-

1) Schon bei einer verhältnissmäßig so wenig complicirten Familie wie den *Euphorbiaceen*, ist es unmöglich, die phylogenetischen Verhältnisse durch irgend welche geradlinige, geometrische Constructionen zu verdeutlichen. Selbst in der hier acceptirten Darstellungsweise lassen sich parallele Gruppen, wie die der *Euphorbieen* und *Dalechampieen* nicht in ihrer Analogie graphisch andeuten. Auch die Stellung der *Stenolobeen* in dieser Figur entspricht nicht vollkommen unseren Ansichten über dieselben.

erscheinung hin, in noch höherem und augenfälligerem Grade gilt dies von ihrem ericoiden Habitus, und höchst wahrscheinlich ist auch der überall rudimentäre Weichbast auf eine Veränderung klimatischer Einwirkungen zurückzuführen. Eine solche hat sich denn auch mit dem bei der Configuration des australischen Festlandes stattgefundenen Wechsel in der Vertheilung von Wasser und Land ohne Zweifel ergeben. So wurde nunmehr ein Theil der *Euphorbiaceen* isolirt, und wie es auch mit vielen andern durch dieselben Processe auf Australien beschränkten Familien der Fall ist, haben gerade durch diese Isolation die betreffenden Gruppen ihren Formenreichtum erlangt.

Es erklärt sich auf diese Weise ganz ungezwungen, dass wir unter den *Stenolobeen* morphologisch und anatomisch verschiedene Typen finden (*Caletieen — Ricinocarpeen*), eben weil die Isolation eines Theiles der *Euphorbiaceen* nicht nur phyllanthoidische, sondern auch crotonoidische Gruppen betraf. Es ergiebt sich hieraus aber als nothwendiges Postulat, dass die Abzweigung der *Acalyphoineae* und *Hippomanoineae* vom Hauptstamm sehr frühzeitig stattgefunden haben muss. Da wir aber keine *Hippomanoineae* unter den *Stenolobeen* finden, denn die in Australien endemische Section *Calycopeplus* der Gattung *Euphorbia* kommt wegen ihrer breiten Cotyledonen hier nicht in Betracht, so folgt ferner, dass jene Tribus damals nicht in gleicher Weise in den Tropen der alten Welt verbreitet waren wie die *Acalyphoineae*, sie müssten denn gänzlich ausgestorben sein, nachdem die erwähnten Vorgänge stattgefunden hatten; es wird dadurch vielmehr die Bentham'sche Hypothese unterstützt, der zufolge die *Hippomaneen* und *Crotoneen* sich vorwiegend in Amerika entwickelten. Gegen eine andere Ansicht, nach welcher die Ausbildung der hippomanoiden Tribus später erfolgte als die Isolirung der Stenolobeen sprechen statistisch-pflanzengeographische Bedenken.

Fassen wir die Hauptresultate unserer Untersuchung kurz zusammen, so ergeben sich folgende Sätze über die phylogenetischen Beziehungen der *Euphorbiaceen:*

1) Der phyllanthoidische Typus ist älter als der crotonoidische.
2) Die gemeinsame Wurzel der *Phyllanthoideae* und *Crotonoideae* liegt sehr weit zurück; die Trennung der letzteren in *Acalyphoineae* und *Hippomanoineae* ist eine wesentlich spätere, aber auch noch sehr entlegene.
3) Die *Acalyphoineae* sind vorwiegend in der alten Welt, die *Hippomanoineae* zum größten Theil in der neuen Welt entstanden.
4) Die *Stenolobeen* gingen durch Isolirung phyllanthoidischer und acalyphoinischer Gruppen auf Australien hervor.

5) Die Isolirung der *Stenolobeen* erfolgte zu einer Zeit, wo die *Phyllanthoideae* und *Crotonoideae* bereits differencirt waren; es ist wahrscheinlich, dass die größeren Tribus der *Acalypheen*, *Hippomaneen*, *Phyllantheen* damals bereits vorhanden waren.

Es ist die jetzt herrschende Ansicht, jede Pflanzenfamilie von einer gemeinsamen Wurzel abzuleiten, der wir im Obigen auch gefolgt sind. Diese Annahme ist zwar im höchsten Grade wahrscheinlich, aber nicht nothwendig, denn es ist ebensowohl denkbar, dass die einzelnen Gruppen, hier also die *Phyllanthoideae* und *Crotonoideae* verschiedenen Abstammungslinien angehören.

Die allgemeinen Resultate dieses Kapitels können durch die paläontologische Urkunde leider nicht controlirt werden, da die fossilen Funde überaus mangelhaft und auch selten sind. Um nur einigermaßen zuverlässige Bestimmungen treffen zu können, entbehren die Blätter der *Euphorbiaceen* mit wenigen Ausnahmen ganz und gar eines typischen Charakters. Mit Recht hat deshalb schon Schimper[1]) die von Ettingshausen als *Euphorbiophyllum*, *Adenopeltis*, *Homalanthus*, *Baloghia*, *Cluytia* und *Phyllanthus* bezeichneten 12 fossilen Species wegen ihrer Identität mit den genannten Gattungen angezweifelt. Dasselbe gilt mehr oder weniger in gleicher Weise von den übrigen Angaben, wiewohl es anderseits mehr als wahrscheinlich ist, dass fossile *Euphorbiaceen*-Arten vorkommen werden.

Somit bleibt zur Controle nur der von Bentham[2]) eingeschlagene Weg übrig, und beziehen wir uns im Folgenden auf seine Angaben. Erfreulicher Weise befinden sich aber die oben mitgetheilten Sätze mit Bentham's Hypothese in befriedigendster Übereinstimmung.

Bentham kommt nämlich bei seinen Untersuchungen über die heutige Verbreitung der *Euphorbiaceen* zu dem Resultate, dass die Urheimat derselben sich in den Tropen der alten Welt befand, wo es zwei Entwicklungscentra gab, Sudan und Madagascar einerseits und den malayischen Archipel anderseits. Im Einzelnen nimmt er an, dass die *Phyllantheen* im Mascarenengebiet entstanden, und sich von hier, wahrscheinlich früher als die andern Tribus, ebenso wie die *Acalypheen* weiter verbreiteten, und zwar u einer Zeit, wo die beiden großen Oceane in ihrer heutigen Gestalt noch nicht existirten. Dies stimmt jedenfalls mit Satz 1, 2 und theilweise auch 3 gut überein; letzterer erhält eine weitere Bestätigung durch Bentham's fernere Behauptung, dass die *Hippomaneen* amerikanischen Ursprungs sind. Dagegen müssen wir die Frage, ob nicht *Crotoneen* (*Eucrotoneen* Benth.) sich als afrikanisch-australischer Herkunft erweisen, von unserem Stand-

1) Traité de paléontologie vegetale. III. Paris 1874. p. 290.

2) Notes on p. p.

punkt aus verneinen, und der andern, von Bentham ebenfalls offen gelassenen Möglichkeit, dass sie in der neuen Welt entstanden, den Vorzug geben, umsomehr als sie ja auch in der Jetztzeit dort die reichste Entwicklung besitzen. — Über die *Stenolobeen* spricht sich Bentham nicht bestimmt aus, scheint es aber für wahrscheinlich zu halten, dass das Merkmal der schmalen Cotyledonen auf eine gemeinsame Abstammung schließen lässt.

Erklärung der Tafeln.

Wo nicht anderweitige Angaben gemacht sind, beziehen sich die Figuren auf Stammstücke. Sämmtliche Zeichnungen wurden vermittelst des Zeichenapparates angefertigt.

Tafel VI.

Fig. 1. Längsschnitt durch das hypocotyle Stengelglied von *Acalypha brachystachya*, um die Anlage der subepidermalen Collenchymschicht (*c*) zu zeigen. (+ 300.)

Fig. 2. Mediane Collenchymschicht (*c*) von *Hura crepitans* auf dem Querschnitt durch die äußeren Lagen des Rindenparenchyms. (+ 200).

Fig. 3. Querschnitt durch eine im Rindenparenchym gelegene Steinzelle von *Hyaenanche*. (+ 200.)

Fig. 4. Querschnitt durch die Rinde von *Bertya*. *x* Xylem, *h* Hartbast, *m* Milchröhren. Man sieht im Bast radial angeordnete Krystallzellen. Die äußeren Schichten des Rindenparenchyms besitzen eine schwammartige Beschaffenheit. (+ 200.)

Fig. 5. Lysigene Schleimbehälter im Rindenparenchym von *Cluytia hirsuta*, auf dem Querschnitt gesehen. (+ 200.)

Fig. 6. Querschnitt durch den Schwammkork von *Adriania*. Die äußeren Lagen besitzen stark verdickte tangentiale Wände. *i* Korkinitiale. (+ 300.)

Fig. 7. Querschnitt durch den Steinkork von *Agrostistachys*. *i* Initiale, *c* Collenchymschicht. (+ 300.)

Fig. 8. Anlage einer Lenticelle von *Hura;* unter einer Spaltöffnung erfolgen die ersten tangentialen (periklinen) Theilungen. (+ 300.)

Fig. 9. Querschnitt durch zwei benachbarte Hartbastbündel von *Gelonium multiflorum*. An der inneren Seite derselben setzen sich Steinzellen an und bilden so einen »gemischten« Sclerenchymring. (+ 300.)

Fig. 10. Querschnitt durch eine markständige Xylempartie von *Hemicyclia;* man sieht, dass hier der Holztheil durchweg aus stark verdickten Tracheiden gebildet wird. *m'* Mark. (+ 300.)

Fig. 11. Hartbastbündel aus dem innern Bast von *Alchornea tiliaefolia* quer durchschnitten. (+ 200.)

Fig. 12. Querschnitt durch den markständigen Bast von *Alchornea ilicifolia*. *x* Xylem. Im Weichbast zahlreiche »gegliederte« Milchröhren *m*. *h* Bastfasern. (+ 300.)

Fig. 13. Längsschnitt durch den innern Weichbast von *Croton lobatus v. riparius*. Derselbe besteht aus Cambiform und Siebröhren (*s*). (+ 300).

Fig. 14. Längsschnitt durch die Rinde von *Bertya;* derselbe zeigt eine gegliederte Milchröhre; außerdem sind die Epidermiszellen und diejenigen der ersten hypodermalen Schicht mit harzartigem Inhalt erfüllt. (+ 300.)

Fig. 1

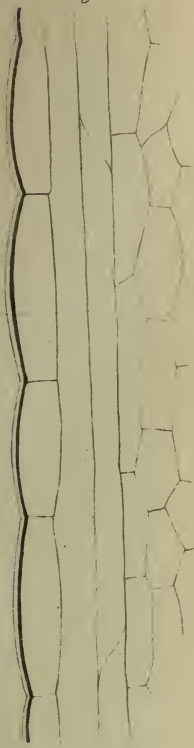


Fig. 2.

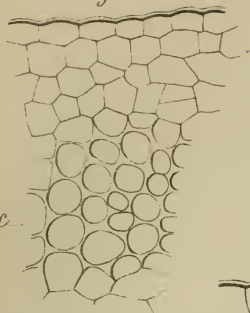


Fig. 3.

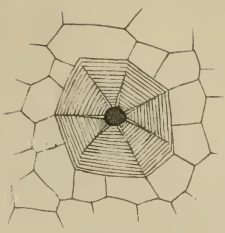


Fig. 8.

Fig. 5.

Fig. 7.

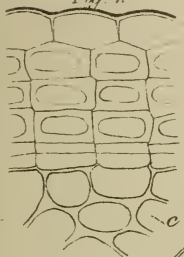


Fig. 9.

Fig. 6.

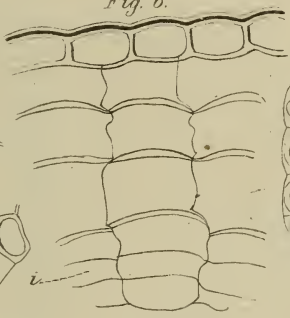


Fig. 10.

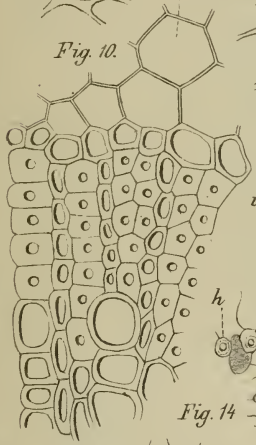


Fig. 4.

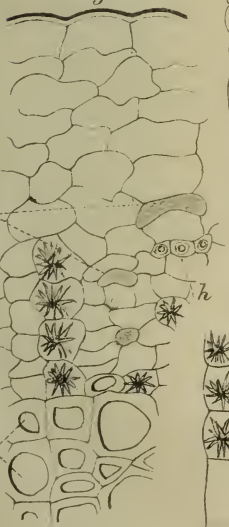


Fig. 12.

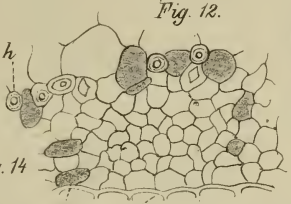


Fig. 14

Fig. 13.

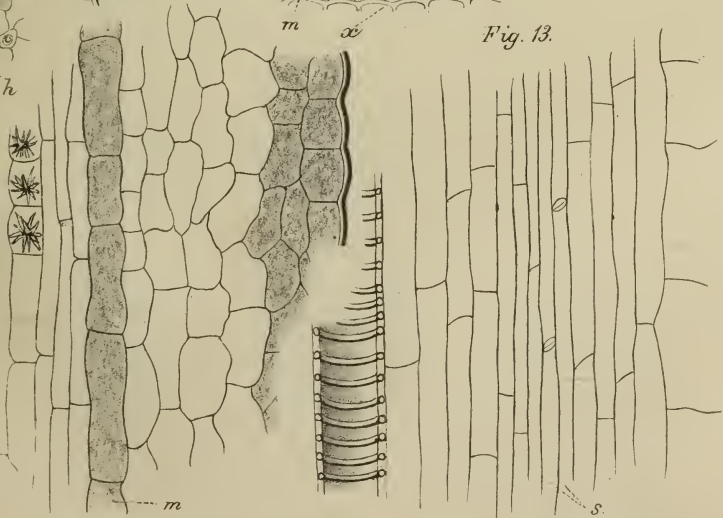
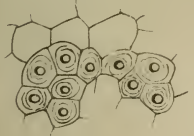


Fig. 11.



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

Fig. 16

Fig. 15

Fig. 18.

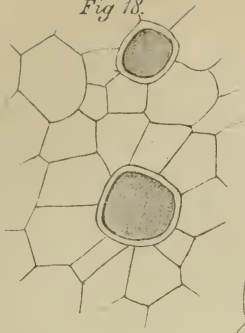


Fig. 17.

Fig. 19.

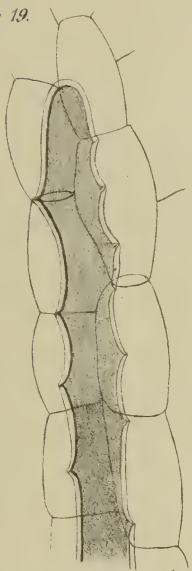


Fig. 21.

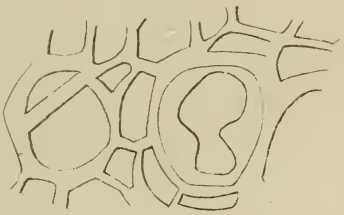


Fig. 20.

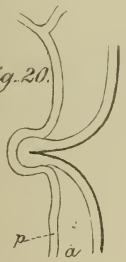


Fig. 23a.

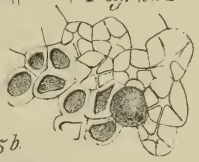


Fig. 22.

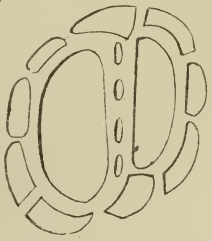


Fig. 23b.

Fig. 24.

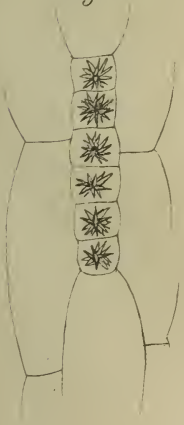


Fig. 25a.

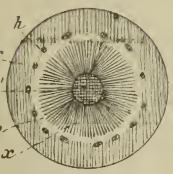


Fig. 25b.

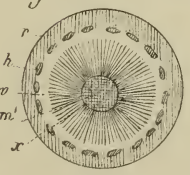


Fig. 25c.

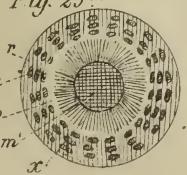


Fig. 25d.

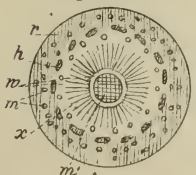
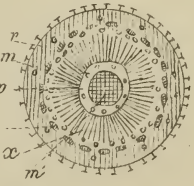


Fig. 25e.



F. Pax, ad nat. del. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig. Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY of ILLINOIS

Tafel VII.

Fig. 15. Gegliederte Milchröhre (*m*) von *Cnesmone*, direct an einer Bastfaser liegend. (+ 200).

Fig. 16. Enden zweier parallel verlaufenden Milchröhren aus dem Blattstiel von *Aleurites*. Dieselben bestehen aus sehr lang gestreckten Zellen. (+ 300.)

Fig. 17. Ungegliederte Milchröhre von *Hura* auf dem Längsschnitt durch das Rindenparenchym gesehen. *h* Bastfaser. (+ 300.)

Fig. 18. Zwei Milchröhren auf dem Querschnitt durch das Rindenparenchym von *Jatropha Curcas*. (+ 300).

Fig. 19. Milchröhre derselben Pflanze auf dem Längsschnitt gesehen. (+ 300.)

Fig. 20. Haustorienartiger Fortsatz der in voriger Figur abgebildeten Milchröhre in das Innere der benachbarten Parenchymzelle, wodurch deren Membran (*p*) gleichsam eingestülpt wird. Die Wandung der Milchröhre besteht aus 2 Schichten, von denen die äußere (*a*) an der Spitze der Papille verschwindet. (Etwa + 1000.)

Fig. 21—22. Resorptionserscheinungen bei der Harzbildung im Xylem von *Jatropha Curcas*. (+ 300.)

Fig. 23^a. Steinzellen aus dem Mark von *Pera* auf dem Querschnitt gesehen. Fig. 23^b zeigt die Vertheilung derselben (die dunkleren Partieen) auf dem Querschnitt (Fig. 23^a + 200.)

Fig. 24. Krystallschlauch aus dem Mark von *Mercurialis perennis* auf dem Längsschnitt. Die Krystalle führenden Zellen erheblich kleiner als die benachbarten, kalkfreien. (+ 200).

Fig. 25. Schematische Darstellung des Stammquerschnittes einzelner Tribus. 25^a. *Stenolobeae*, 25^b *Phyllantheae*, 25^c *Bridelieae*, 25^d *Hippomaneae*, 25^e *Crotoneae*. Überall bedeuten: *r* Rindenparenchym, *m* Milchröhren, *h* Hartbast, *w* Weichbast, *x* Xylem, *m'* Mark.